QL669.2
.W54
1923

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

Bound at
A.M.N.H.
1927

Hommage de :

LIBRARY
OF THE
AMERICAN MUSEUM
OF NATURAL HISTORY

UNIVERSITÉ DE GAND

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.

Extrait des *Bulletins de la Classe des Sciences*. Séances du 7 avril et du 2 juin 1923, nos 4 et 6, pp. 158-180 et 228-246.

RECHERCHES

SUR

59.76 : 11.2

LA RESPIRATION AÉRIENNE DES AMPHIBIENS

PAR

Laure WILLEM

Candidat en médecine

24-9747-Oct 30

PREMIÈRE NOTE

La fermeture des choanes, chez la Grenouille, par les procès antérieurs de l'hyoïde

Zoologie. — **Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens,**

par Laure WILLEM, candidat en médecine [1]

Première note. — **La fermeture des choanes, chez la Grenouille, par les procès antérieurs de l'hyoïde.**

1. Introduction. — Mon attention a été attirée sur la respiration des Amphibiens par les leçons de doctorat de mon père et par les recherches de mes compagnons de laboratoire. Tandis que le professeur nous enseignait le mécanisme compliqué des mouvements respiratoires de la Grenouille et qu'un de ses élèves étudiait la succession des modes respiratoires chez les têtards, ma curiosité se portait sur les modalités diverses de la respiration aérienne chez les formes plus ou moins avancées de nos Amphibiens. Il apparaît, en effet, immédiatement, que les mouvements respiratoires ne sont pas identiques chez une Grenouille, un Crapaud et surtout chez une Salamandre : il m'a donc semblé que je trouverais dans l'étude comparée de la respiration aérienne des Urodèles et des Anoures, des indications sur le développement de la respiration aérienne dans la série phylogénétique des Vertébrés inférieurs.

Pour arriver à comparer fructueusement les divers modes de respiration aérienne, de respiration pulmonaire plus particulièrement, j'ai cru avantageux de commencer par les Anoures et les Grenouilles, mieux connus et plus abordables ; il fallait, chez eux, revoir et préciser certaines manœuvres observées par

---

[1] Présenté par MM. P. Pelseneer et V. Willem.

les auteurs précédents, qui me paraissaient des spécialisations propres aux Amphibiens supérieurs.

La présente note, première d'une série, concernera la discussion de l'opinion de Baglioni [1], admettant la fermeture des choanes par un relèvement des cornes antérieures de l'hyoïde, à la fin de la contraction buccale qui foule de l'air dans les poumons, c'est-à-dire à un moment où s'ouvriraient, prématurément selon cet auteur, les orifices nasaux externes. Dans son travail sur les mouvements respiratoires de la Grenouille [2], mon père nie l'intervention de ce mécanisme dans la respiration ordinaire; il se montre cependant disposé à l'admettre dans la réinspiration du coassement. J'ai voulu reprendre les expériences des deux auteurs et les continuer par des observations appropriées portant sur la Grenouille verte.

2. Les déformations du plancher buccal. — Tout d'abord, il convenait de fixer de manière plus précise qu'on ne les connaît les modifications de forme de la cavité bucco-pharyngienne au cours des étapes de la ventilation bucco-pharyngienne et pulmonaire. Pour cela, j'ai, d'une part, utilisé les graphiques obtenus en enregistrant les mouvements d'un point du plancher buccal et des graphiques des déplacements du larynx lui-même, comme l'avait fait V. Willem. Mais, d'autre part, j'ai cru devoir revenir davantage à l'examen attentif des mouvements du plancher buccal chez des Grenouilles respirant librement dans la position ordinaire, soit dans des conditions normales, soit après un enlèvement de portions plus ou moins considérables du museau, permettant l'observation directe des déformations de la langue et des mouvements du larynx.

---

(1) S. Baglioni, *Der Athmungsmechanismus des Frosches.* (Archiv für [Anatomie und] Physiologie, 1900.)

(2) V. Willem, *Les mouvements respiratoires de la Grenouille.* (Archives néerlandaises de physiologie de l'homme et des animaux, t. III, 1919.)

On reconnaît immédiatement que la langue n'a pas tout à fait l'aspect que lui donnent les figures des traités classiques [1], faites probablement d'après les organes rétractés dans les liquides conservateurs ; et les rectifications qu'il convient de signaler sont importantes au point de vue physiologique (fig. 1).

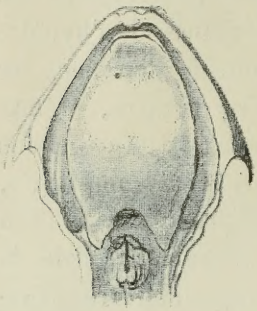


Fig. 1. — Plancher buccal chez une Grenouille de Hongrie.

Sauf tout à fait en avant, où la langue se relève en une saillie qui s'emboîte derrière la courbure de la mâchoire supérieure, le pourtour de cet organe très flasque s'applique, en lame mince, sur le plancher de la bouche ; postérieurement, les deux pointes, très minces, se relèvent en même temps que la muqueuse qui recouvre les deux cornes postérieures de l'hyoïde.

La forme de sa face dorsale se marque d'ondulations intéressantes. Derrière la saillie antérieure, formant une étroite crête transversale, se place une dépression transversale qui se situe sous les dents vomériennes et les deux ouvertures choanales. Puis, occupant toute la partie centrale de l'organe, vient une région plus ou moins convexe ; et derrière elle une région concave, où la langue se moule, ainsi que ses pointes postérieures, sur la poche profonde formée par l'arrière-bouche.

A. — Au cours de la respiration bucco-pharyngienne, c'est la portion médiane de la langue qui effectue les oscillations les plus amples dans le sens ventro-dorsal, tout en restant sensiblement parallèle à elle-même; les régions périphériques du plancher de la cavité buccale suivent, pour autant qu'elles ne

[1] Gaupp, *Anatomie des Frosches* (2te Auflage), 2te Abth., fig. 8, p. 16.

sont pas maintenues par le cadre de la mandibule. Le fond de l'arrière-bouche se déforme fort peu dans le sens vertical; mais le larynx se trouve entraîné en avant de façon à diminuer le

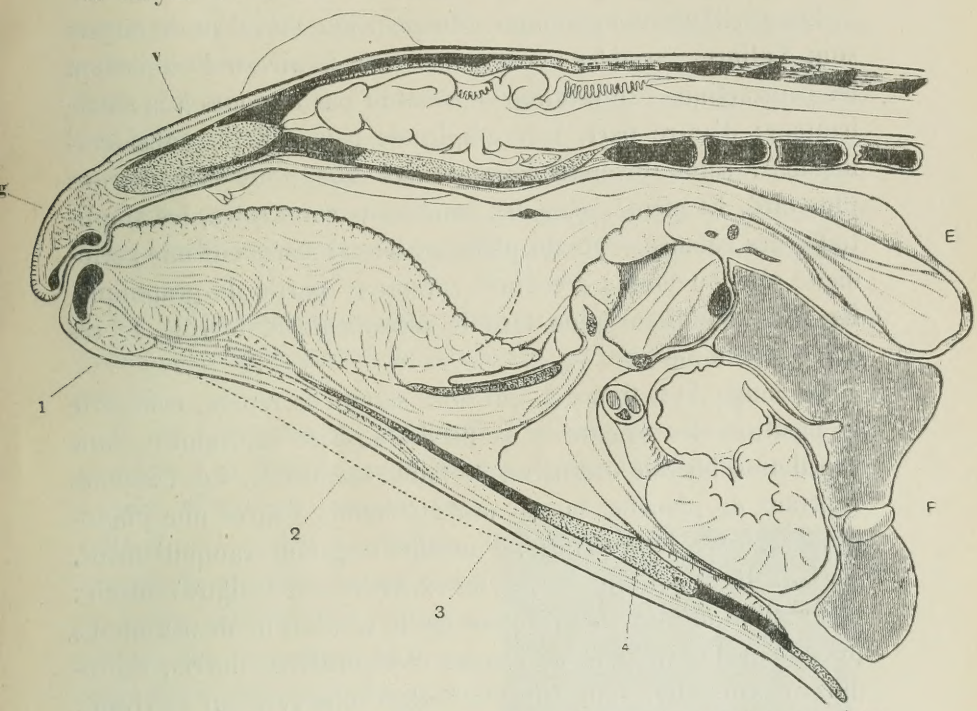


Fig. 2. — Coupe sagittale de la tête; les pièces osseuses sont rendues en teintes plates, les pièces cartilagineuses en pointillé; en traits interrompus, la projection des cornes antérieures de l'hyoïde.

g. Glande intermaxillaire.
v. Direction des dents vomériennes.
E. Commencement de l'estomac.
F. Foie et vésicule biliaire.
1. Ce trait prolongé couperait, du plancher buccal, le m. submentalis, le m. genio-hyoïdeus, le m. genio-glossus.
2, prolongé, rencontrerait le sinus submaxillaris, le m. submaxillaris, l'appendice cartilagineux de l'épisternum, le m. hyoglossus, le sinus basi-hyoïdeus.
3, prolongé, traverserait le sinus pectoralis, le m. coraco-radialis, l'épisternum osseux, le sinus sternalis, la projection du m. sterno-hyoïdeus, avant d'atteindre le larynx.
4, M. pectoralis.

diamètre antéro-postérieur de la cavité bucco-pharyngienne au cours de l'expiration, pour reprendre, pendant la phase inspiratoire, sa position première.

Les oscillations rythmiques du plancher buccal et du larynx sont d'allures variables : en premier lieu, le niveau d'où partent les contractions expiratoires ne s'établit pas toujours à la même hauteur; d'autre part, leur amplitude peut différer considérablement, selon diverses circonstances que nous examinerons plus tard. Et même, dans des conditions constantes, les amplitudes des balancements du plancher buccal marquent une périodicité plus ou moins accentuée (première partie du graphique, fig. 5). J'étudierai plus tard le mécanisme et le rôle de ces divers phénomènes.

La coupe de la figure 2, qui nous servira de repère, comporte la position des organes à la fin de la phase expiratoire d'une ventilation buccale ordinaire, de faible amplitude. Les contours ventraux du plancher buccal ont été établis d'après une photographie, à très longue pose, d'un sujet respirant tranquillement, sur laquelle se sont imprimées les excursions de la ligne ventrale; la situation des organes internes est le résultat de mensurations prises sur le vivant et de coupes d'échantillons durcis, reproduisant sans altération sensible l'allure observée sur le vivant.

Le trait pointillé indique la position de la ligne ventrale au maximum de l'affaissement d'inspiration; le larynx qui, dans ces mêmes conditions de respiration, effectue des balancements d'un bon demi-millimètre, devrait être reculé, pour occuper sur le dessin une position correspondante, de près d'un millimètre.

On remarque, chez une Grenouille dont le museau a été enlevé jusqu'au delà des yeux, que la mandibule, qui ne se trouve plus autant maintenue par la mâchoire supérieure, effectue des balancements verticaux, quelquefois d'un demi-millimètre d'amplitude, synchrones des oscillations du plancher buccal. Ce fait

semble indiquer que les muscles moteurs de la mandibule reçoivent, eux aussi, des excitations rythmiques synchrones des excitations inspiratoires; dans les conditions normales, ces contractions faibles des muscles masticateurs déterminent des mouvements rythmiques peu amples des cartilages alaires, modifiant plus ou moins l'ouverture des orifices nasaux externes. Ces changements de perméabilité des conduits nasaux n'ont aucun rôle avantageux dans la respiration purement buccale; les mouvements en question sont des mouvements parasites, liés à des conditions anatomiques utiles dans d'autres circonstances.

B. — On sait que les déformations de la cavité buccale correspondant aux manœuvres de la ventilation pulmonaire sont plus amples.

1. — L'expiration pulmonaire, laissant passer une certaine quantité d'air dans la cavité buccale, donne lieu, ordinairement, à une dilatation passive de celle-ci, c'est-à-dire à un abaissement du plancher buccal plus ou moins considérable (selon le volume des poumons) et à un recul de la paroi postérieure du larynx. Le graphique ci-contre (fig. 3) montre, en même temps que les balancements verticaux d'un point du plancher buccal (ligne supérieure), les déplacements horizontaux de l'hyoïde [1].

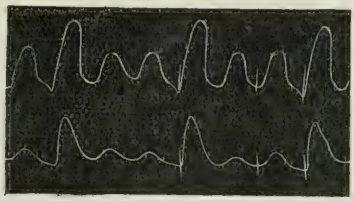


Fig. 3. — Inscription simultanée des balancements verticaux du plancher buccal (× 4) et des déplacements horizontaux de l'hyoïde (× 3 1/3).

On reconnaît sur la ligne inférieure, tout d'abord, sériées par couples, des oscillations correspondant à la ventilation bucco-

[1] Le graphique inférieur a été obtenu selon le mode opératoire utilisé par mon père; on a réséqué la partie osseuse de l'épisternum, attaché le crochet dans la masse du muscle hyoglosse et pratiqué une section médiane dans une portion postérieure du muscle submaxillaris qui gênait le jeu correct du crochet d'attache. Un déplacement vers l'avant de l'hyoïde se traduit par une montée de la courbe.

pharyngienne simple; puis, isolées, les courbes de la ventilation pulmonaire. Une expiration pulmonaire fait reculer la paroi postérieure de la cavité buccale, mais d'un déplacement moins sérieux et moins brusque que l'affaissement du plancher, qui marque ainsi moins de résistance à l'influence de l'accroissement de la pression buccale. Puis un grand mouvement vers l'avant du larynx contribue à la manœuvre de l'inspiration pulmonaire. Ces oscillations antéro-postérieures du larynx, correspondant à la ventilation pulmonaire, ont une amplitude qui peut atteindre deux millimètres [1].

2. — La contraction qui foule l'air buccal dans les poumons (inspiration pulmonaire) est généralement plus ample que celle de l'expiration de la ventilation bucco-pharyngienne. A moins de circonstances très exceptionnelles cependant, le mouvement ascensionnel du plancher buccal arrive tout au plus à appliquer contre le palais les portions antérieure et centrale de la langue : il persiste à droite et à gauche de la saillie médiane de la langue (fig. 4) deux grands espaces remplis d'air, qui partent de la région des choanes et qui confluent postérieurement dans le creux de l'arrière-bouche. Et celui-ci persiste, malgré qu'il soit diminué et dans le sens vertical, par le relèvement général

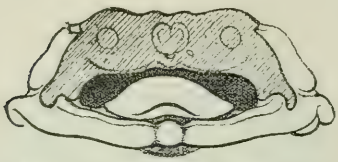


Fig. 4. — Position de la langue à son relèvement maximal, dans une respiration buccale tranquille (d'après un sujet auquel une section frontale a enlevé le plafond de la cavité buccale jusqu'à la partie postérieure des orbites).

[1] On trouvera plus loin des inscriptions de ces mouvements du larynx dans des circonstances particulières. D'autre part, je signalerai dès à présent que, dans certains cas, l'ouverture de la glotte est précédée d'un abaissement *actif* de la partie postérieure du plancher buccal, due à la contraction des M. sterno-hyoïdiens. Cette manœuvre constitue, physiologiquement, une « aspiration » particulière, précédant immédiatement les deux phases de la ventilation pulmonaire et augmentant le volume de l'air buccal susceptible d'être foulé dans les poumons par la contraction buccale qui vient ensuite. Cette aspiration, exceptionnelle chez la Grenouille, est intéressante parce qu'elle correspond à la manœuvre qui précède *normalement* chez les Urodèles toutes les expirations pulmonaires.

du plancher, et dans le sens longitudinal, par le déplacement vers l'avant du larynx, qui atteint rarement deux millimètres.

Cette persistance d'une quantité considérable d'air dans la cavité bucco-pharyngienne, lors de la phase d'inspiration pulmonaire, est un fait que j'invoquerai plus loin dans la discussion de l'hypothèse de Baglioni. Je crois donc utile de dire qu'elle est démontrée non seulement par l'examen de la bouche sur des sujets plus ou moins modifiés expérimentalement, mais aussi par des graphiques des constrictions fournis par des exemplaires dont la cavité buccale est intacte.

V. Willem l'a montré déjà en enregistrant l'accroissement notable du relèvement du plancher buccal, au moment de la réinspiration pulmonaire, dans des cas où cette manœuvre ne donnait pas lieu à une hausse de la pression interne. Je donne ci-contre un graphique obtenu dans des conditions analogues : le tracé de seconde ligne donne la pres-

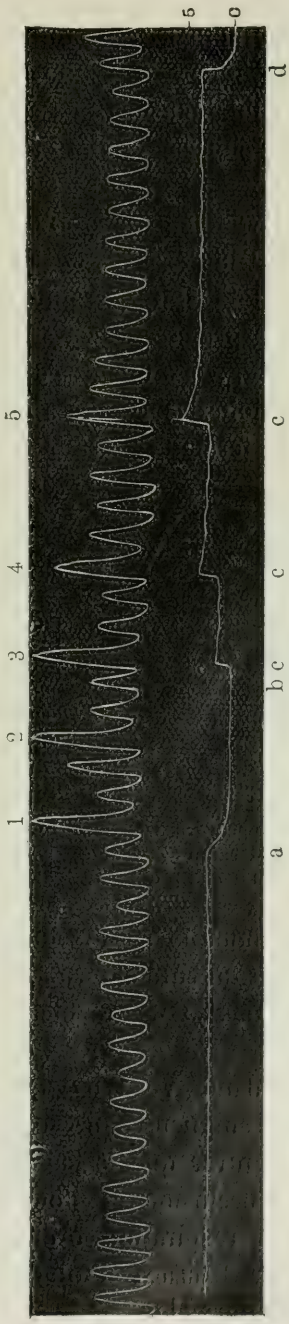


Fig. 5. — Inscription simultanée des mouvements du plancher buccal et de la pression intrapulmonaire (à droite, échelle des pressions en centimètres d'eau).

a. Ouverture de la cavité pulmonaire.
b. Fermeture.
c. Inspiration augmentant fortement le contenu des poumons.
1, 2, 3, 4, 5. Manœuvres de ventilation pulmonaire.

sion intrapulmonaire, qu'on ramène à zéro de *a* en *b*; on voit que cet intervalle est marqué sur le tracé supérieur des oscillations du plancher buccal par des relèvements (1, 2, 3) notablement supérieurs à la moyenne.

3. La fermeture des choanes, d'après Baglioni. — Dans un mémoire fort intéressant, S. Baglioni a exposé que, à la fin de la manœuvre d'inspiration pulmonaire, les processus antérieurs de l'hyoïde, projetés en avant lors de la constriction de la paroi buccale, viendraient s'engager dans les choanes (p. 41). Cette occlusion des conduits nasaux par le côté interne remplacerait la fermeture des orifices externes des narines, qui cesse un peu avant que le plancher buccal ait atteint le maximum de son relèvement.

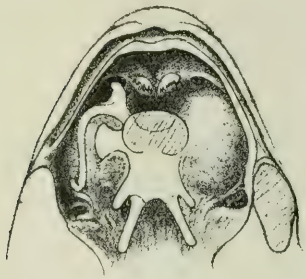


Fig. 6. — Plafond de la bouche, sur lequel sont projetés schématiquement l'appendice cartilagineux de l'épisternum et l'hyoïde à son maximum de protraction.

D'ailleurs, ce serait la pointe de la langue même qui, avancée entre les deux mâchoires par le même complexe de contractions musculaires, viendrait déprimer la mâchoire inférieure et déterminer l'ouverture des narines (mécanisme de Gaupp!); de telle sorte que la même manœuvre générale, qui fermerait les conduits nasaux du côté interne, les ouvrirait automatiquement du côté externe.

L'exposé de S. Baglioni, bien charpenté, entraîne la conviction du lecteur.

Et cependant, V. Willem, dans son travail de 1919, qui comporte de soigneuses inscriptions de mouvements des narines, est venu montrer que le jeu des valvules nasales suffit pour expliquer l'occlusion et l'ouverture des conduits nasaux au cours de la respiration ordinaire : le mécanisme ingénieux suggéré par Baglioni n'interviendrait pas dans la ventilation pulmonaire normale.

Il résulte en effet des graphiques publiés par mon père, que l'ouverture des conduits nasaux, indiquée sur les tracés par le commencement de la chute de la pression buccale, coïncide toujours avec l'ouverture des orifices nasaux *externes*. Ce dernier phénomène a été enregistré soit par le mouvement de relâchement de la mandibule (crochet situé aux environs du maximum de relèvement du plancher buccal) ([1]), ou, plus directement, par le mouvement d'abaissement des intermaxillaires ([2]).

Il semble donc y avoir désaccord complet entre les deux biologistes. En somme, cependant, le différend ne porte que sur le degré de relèvement de portions du plancher buccal, sur l'extension antérieure des deux diverticules latéraux qui prolongent, encore à la fin de la constriction buccale, dans la direction des choanes, le sac de l'arrière-bouche. Ce point peut paraître un détail fort secondaire; et de fait, la vérification en devient par là même très délicate. Mais le détail peut prendre une grande importance au point de vue de la compréhension du mécanisme qui règle de façon rythmique la ventilation pulmonaire, mécanisme que je me propose d'étudier de près; et, en tout état de cause, il est intéressant de se rendre compte de la valeur fonctionnelle d'une disposition morphologique telle que la forme de l'hyoïde, qui paraît susceptible d'explication.

Reprenons l'examen et la vérification des faits invoqués en faveur de l'une et de l'autre thèse.

1. — Il convient de remarquer que les graphiques, invoqués par V. Willem, comportant l'inscription des pressions buccales, ont été pris sur des Grenouilles privées de leur langue. — Mais il résulte d'observations, que je donnerai plus loin, que la possibilité de la fermeture des choanes par l'hyoïde paraît indépendante de la présence de la langue. D'autre part, rien, dans la

([1]) Fig. 9, p. 326.

([2]) Fig. 13 et 14, p. 330.

série des tracés pris par mon père, n'indique que les synchronismes des manœuvres respiratoires soient modifiés par l'amputation de la langue. Je n'ai pas cru nécessaire de reprendre, avec une technique modifiée, des expériences d'enregistrement de ce genre, fort difficiles.

2. — Baglioni commence l'énumération logiquement sériée de ses observations et déductions, en affirmant que l'ouverture des narines se produit avant la fin de la constriction de la cavité buccale qui foule l'air dans les poumons (inspiration pulmonaire) (pp. 36 et 38). Ce fait, qui serait la raison d'être de la fermeture des choanes, est nécessité par le mécanisme même du jeu des cartilages alaires fermant les narines : autrement, dit l'auteur (p. 38), les cartilages alaires, qui doivent revenir à la position d'ouverture par simple élasticité, ne pourraient vaincre l'aspiration produite par l'élargissement de la cavité buccale, qui va commencer.

Baglioni trouve cette nécessité « ohne Weiteres verständlich ». Mon père a déjà répondu à ce raisonnement, en faisant remarquer qu'il persiste dans la cavité bucco-pharyngienne, après la constriction de foulement, une certaine quantité d'air comprimé, de quoi maintenir une pression positive jusqu'à un stade probablement avancé de la descente du plancher buccal. Ce qui a été dit dans le paragraphe précédent de la forme de la cavité buccale contractée justifie et précise cette remarque, en montrant que la cavité de l'arrière-bouche et les deux espaces latéraux gardent, à la fin de la phase de foulement, une capacité sérieuse.

Et, chose curieuse d'autre part, c'est après une période où, la bouche ayant été maintenue ouverte, les poumons s'étaient vidés complètement et à l'occasion de manœuvres qui les regonflent (p. 38), que Baglioni observe que les narines se rouvrent avant la fin de la constriction buccale. Or, c'est dans des circonstances de ce genre que l'inscription graphique montre (fig. 5) le crochet d'ouverture des narines passé dans la phase de descente du plancher buccal. Et rien que semblable tracé prouve

que le raisonnement de Baglioni est inexact, car il montre que le début de la descente du plancher buccal n'empêche pas les narines de s'ouvrir. On trouvera dans les graphiques de V. Willem (fig. 9, 15, 22, par exemple), évidemment plus précis que l'appréciation par simple examen d'un synchronisme fugitif, la preuve que la réouverture des narines peut se placer de l'un ou de l'autre côté du sommet du tracé fourni par le balancement du plancher buccal.

Mais il y a plus : que l'ouverture des narines se produise, comme c'est l'ordinaire, avant la fin de la constriction de la bouche, cela ne nécessite pas, comme le veut Baglioni, l'intervention d'un nouveau mécanisme de fermeture des conduits nasaux, afin que l'air soit poussé dans les poumons par la constriction finale de la cavité buccale. A ce moment, la glotte est déjà fermée, et la période de relèvement du plancher buccal qui suit la réouverture des narines n'appartient plus à la phase d'inspiration pulmonaire [1].

Il est amplement démontré par des repérages nombreux (p. 340) de V. Willem que la fermeture de la glotte, dans tous les cas les plus variés, s'effectue avant la réouverture des narines. Cette constatation, démontrée par des graphiques de la pression pulmonaire, n'était pas accessible à Baglioni, qui s'était contenté de voir, chez des sujets dont il maintenait la bouche ouverte, que la fermeture du larynx se plaçait entre la projection du larynx en avant et sa rétraction (p. 36).

3. — Tout cet échafaudage logique qui semble, à la lecture du mémoire de Baglioni, avoir conduit ce physiologiste à la découverte d'un mécanisme ingénieux, s'affaisse donc. J'ai voulu ensuite, tout au moins dans la mesure nécessaire, reprendre ses observations. L'expérience type consiste à supprimer chez un sujet, par une section transversale, la partie du plafond de la cavité buccale qui se trouve en avant des dents vomériennes, de

[1] Voir V. Willem, *Mémoire cité*, p. 327.

façon à pouvoir observer les mouvements du plancher buccal (p. 48). Je crois qu'il convient de n'attacher de valeur probante qu'aux manœuvres observées aussitôt que possible après l'amputation, dès que l'hémorrhagie ou le caillot sanguin ne gêne plus les mouvements respiratoires.

Laissé tranquille, le sujet fait quelques mouvements du plancher buccal, comme dans la respiration purement bucco-pharyngienne. Mais, sous l'influence d'une excitation, il effectue des séries de manœuvres de ventilation pulmonaire, dont les plus amples s'accompagnent, comme dans le cas qui a donné le graphique de la figure 5, et d'une constriction maximale du plancher buccal, faisant se dessiner extérieurement entre les deux muscles pétro-hyoïdiens contractés la saillie nette de l'épisternum, et d'une projection considérable du larynx; les flancs subissent, sous l'influence des mouvements du larynx, des oscillations grandes comme chez les sujets où les poumons sont vides.

A l'occasion des constrictions maximales, l'orifice artificiel du museau se trouve fermé par la partie antérieure de la langue, juste au moment où les saillies latérales du plancher buccal recouvrant les processus antérieurs de l'hyoïde atteignent le palais et, de façon plus précise, la région des choanes. C'est que, à l'occasion de ces mouvements amplifiés, du moins après quelques manœuvres initiales, la partie antérieure de la langue, d'abord étalée transversalement comme elle est représentée sur la figure 1, se trouve de plus en plus rétrécie par le soulèvement des cornes hyoïdiennes C'est là apparemment le phénomène sur lequel se fonde Baglioni.

Et en raison de l'occlusion complète de l'orifice artificiel, les conditions de l'inspiration pulmonaire redeviennent, à ce moment où se produirait l'obturation des choanes décrite par Baglioni, analogues aux conditions normales.

Or, dans cette expérience, je n'observe pas de refoulement d'air dans les poumons : la fermeture des choanes arrive trop tard, ne se faisant éventuellement que tout à la fin de la con-

striction buccale. Après des séries de semblables manœuvres, il n'y a pas d'augmentation du contenu pulmonaire; car, lorsque, à intervalles éloignés, l'ouverture de la glotte, signalée par le claquement ordinaire, s'accompagne d'un affaissement brusque des flancs et d'une expulsion d'air, ces deux phénomènes sont de valeur minime.

Au point de vue de sa ventilation pulmonaire, le sujet est dans la situation de ceux auxquels on maintient la bouche ouverte, ou encore de ceux chez lesquels la cavité buccale est largement béante, à la suite de l'enlèvement d'une portion de ses parois (voir ci-après).

4. — Baglioni a déjà fait observer (p. 37) que chez une Grenouille à laquelle on maintient la bouche ouverte, les poumons se vident progressivement, vite d'abord, de plus en plus lentement ensuite, parce que chaque ouverture de la glotte laisse échapper une certaine quantité d'air, sans que la manœuvre inspiratoire suivante puisse en compenser la perte.

Dans le but de pouvoir faire, conjointement à d'autres observations, des enregistrements des mouvements du larynx, j'ai enlevé à des exemplaires toute la partie supérieure de la cavité buccale, jusqu'au niveau de la commissure des mâchoires (fig. 4).

Ordinairement, il ne persiste des mouvements de la ventilation buccale que des séries, fort espacées, d'oscillations faibles. Toute excitation s'accompagne d'une accélération et surtout d'une amplification de ces oscillations; de temps à autre, en cas de stimulation assez forte, apparaissent des manœuvres de ventilation pulmonaire.

Le graphique de la figure 7 traduit quelques-uns de ces mouvements horizontaux du larynx; ceux qui ressortent de la ventilation buccale sont à peine perceptibles; ceux qui accompagnent une ouverture et une fermeture de la glotte sont très amples. Les mouvements de ventilation pulmonaire débutent souvent par une rétraction en arrière, plus ou moins marquée (1 à 0.1 millim.), correspondant à l' « aspiration »;

puis vient une projection rapide en avant, de 2 à 3 millimètres (1), au début de laquelle s'ouvre la glotte; puis une rétraction brusque, précédée de la fermeture de la glotte (2).

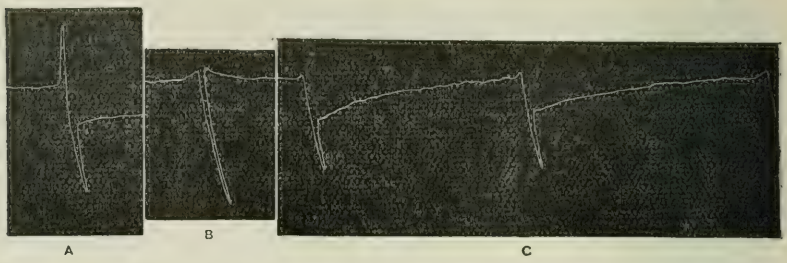


Fig. 7. — Mouvements horizontaux du larynx chez une Grenouille dont le plafond de la cavité buccale a été enlevé. Un abaissement du tracé correspond à un déplacement vers l'avant (× 5 1/2); les deux manœuvres inspiratoires du fragment C sont distantes de 22 secondes.

Sauf de rares exceptions, *B*, le larynx ne revient pas alors immédiatement à son point de départ; le niveau primitif du tracé n'est atteint qu'après une courbe qui rappelle, en sens inverse comme il convient, celle de la pression interne des poumons qui viennent de recevoir un accroissement de leur contenu et dont les parois se relâchent de façon à en augmenter la capacité (3). On se représente aisément qu'au moment de la manœuvre expiratoire, l'insertion des poumons sur le larynx s'est trouvée transportée en avant assez brusquement pour que les sacs pulmonaires n'aient pas suivi intégralement le mouvement : d'où un accroissement de leur capacité et de leur contenu, la glotte étant ouverte. Puis, enfin, le relâchement des parois pulmonaires a progressivement, d'un mouvement ralenti, permis la progression du larynx vers sa position première.

En conséquence, la manœuvre a déterminé un accroissement

(1) Ces excursions sont plus étendues qu'à l'état normal, et parce qu'elles sont amplifiées par l'excitation du crochet fixé dans la muqueuse à côté du larynx, et parce qu'elles ne sont plus amorties par la résistance de l'air contenu dans une cavité bucco-pharyngienne close.

(2) Baglioni a déjà décrit (p. 36) ces phénomènes, aperçus par la bouche maintenue ouverte.

(3) Voir V. Willem, p. 349 et fig. 7 ci-dessus, A et C.

des poumons. Et l'on conçoit que la série de semblables manœuvres inspiratoires puisse gonfler les poumons jusqu'au moment où sera atteinte, en raison de la compression abdominale, une pression telle que le gain décrit ci-dessus soit compensé anticipativement par la quantité d'air expirée lors de l'ouverture du larynx.

En fait, une Grenouille mutilée de la manière décrite ci-dessus peut donc accumuler un peu d'air dans ses poumons et l'expirer brusquement avec coassement. Elle respire de façon presque suffisante; et si elle reste ordinairement immobile comme un animal acérébré, les deux pattes antérieures dressées, l'avant du corps fortement cambré vers le haut et, en l'absence de stimulation, les pattes postérieures abandonnées de manière assez flasque, elle est capable de sauter vigoureusement, après stimulation. On peut l'alimenter en lui introduisant des fragments de viande dans la bouche, et la maintenir en vie pendant des mois, après cicatrisation de la plaie.

5. — Mais on peut obtenir des résultats analogues au prix d'une mutilation moins sévère. Il suffit de détruire les ailes des narines de façon à maintenir les orifices nasaux externes constamment ouverts, pour avoir à la cavité bucco-pharyngienne des orifices béants.

Une Grenouille ainsi traitée a, au premier abord, toutes les apparences d'une Grenouille normale. Mais un œil exercé remarque que les flancs sont flasques; les deux premières expirations pulmonaires, quand on saisit l'animal, s'accompagnent d'un souffle par les narines; le coassement, faible, se répète tout au plus une fois : bref, le contenu des poumons est minime comme dans le cas précédent.

Et il n'est pas nécessaire d'invoquer, avec Baglioni (p. 50), pour expliquer la présence dans les poumons d'une petite quantité d'air, qu'il est impossible d'augmenter, l'intervention de la fermeture des choanes à la fin de la constriction de la bouche. Il n'y a donc pas là de preuve en faveur de sa thèse.

Je crois avoir passé en revue la série impressionnante des faits que Baglioni avait invoqués pour démontrer le mécanisme ingénieux de l'obturation des choanes par les cornes antérieures de l'hyoïde. Il me reste à examiner le phénomène du coassement, qui va apporter à la discussion des éléments positifs.

4. Mécanisme du coassement. — On provoque plus ou moins facilement le réflexe du coassement chez une Grenouille, mâle ou femelle, en pressant modérément la région des flancs, quelquefois en frottant le dos au moyen du doigt mouillé, ou en serrant horizontalement les branches des mâchoires. La réponse à la stimulation peut devenir plus facile après un certain entraînement; il y a des périodes de grande sensibilité, et des sujets à demi asphyxiés, par exemple, répondent par un coassement à un attouchement quelconque.

Une contraction musculaire énergique durcit alors les parois abdominales; de l'air pulmonaire est expiré par saccades dans la cavité bucco-pharyngienne, qui en reste gonflée, quelquefois de façon considérable, parce que les conduits nasaux sont fermés. Puis survient une manœuvre de réinspiration qui fait repasser l'air buccal dans les poumons.

Le complexe de mouvement est donc une manœuvre de ventilation pulmonaire, caractérisée par une expiration *active*, c'est-à-dire déterminée par une contraction musculaire des flancs; *prolongée*, résultat d'ouvertures *successives* saccadées de la glotte; elle peut s'accompagner d'un bruit perceptible, dont je néglige provisoirement l'étude [1].

---

[1] L'observateur qui provoque chez une Grenouille qu'il tient en main le réflexe du coassement peut avoir l'impression que les poumons fuient la pression d'un mouvement graduel et mesuré; et si, comme Baglioni semble l'être, il est d'avis que tout réflexe a un but utile, il arrive à admettre que le réflexe du coassement, quelquefois silencieux, est un réflexe purement défensif contre l'écrasement Cette opinion n'explique pas la réinspiration immédiate; elle ne tient pas compte de la présence des sacs vocaux chez le mâle et des coassements bruyants lors de la fraie.

Le graphique ci-dessous (fig. 8) donne une idée de cette série de phénomènes, tout au moins de leur retentissement sur la trajectoire d'un point du plancher buccal. De semblables graphiques sont difficiles à obtenir, et les tentatives d'enregistrement du coassement sont décevantes, en raison des déplacements parasites que peut subir le point du plancher buccal dont

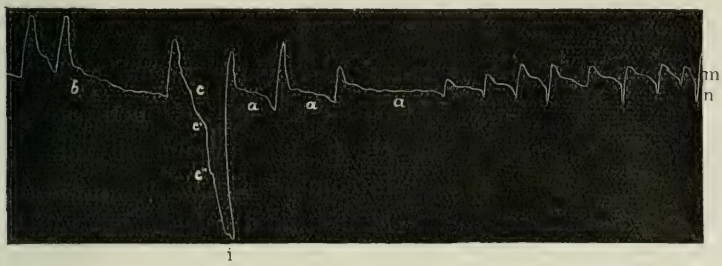


Fig. 8. — Mouvements du plancher buccal à l'occasion d'un coassement simple. (Hauteurs × 4 ½; la longueur du graphique correspond à 43 secondes.)

b. Basculement de l'hyoïde précédant le coassement.
c, *c'*, *c''*. Expiration en trois phases du coassement.
i. Début de la réinspiration, précédé de la fermeture des narines.

on cherche à inscrire les balancements caractéristiques : sans compter les contractions des parois abdominales qui soulèvent le sternum du sujet, on assiste à des flexions de la tête qui déplacent le niveau d'origine, et, souvent, l'agitation de l'animal interrompt l'expérience.

La contraction des flancs se marquant, chez le sujet couché sur le dos, par un relèvement de toute la face ventrale du corps, elle donne lieu sur les débuts des graphiques à une baisse du niveau des inspirations buccales; inversement, après la fin de la manœuvre du coassement (vers le dernier *a*), le niveau des débuts des expirations pulmonaires se relève très sensiblement (de *n* à *m*). — La phase expiratoire bruyante, qui commence en *c*, comporte ici trois saccades (*c*, *c'*, *c''*). — Puis, si l'on va du coassement au dernier mouvement inscrit, on remarque nettement la transition graduelle de la courbe du coassement à celle

du mouvement respiratoire ordinaire, avec expiration pulmonaire. Les mouvements qui précèdent ce dernier, qui est normal, comportent tous, avant l'ouverture de la glotte, une phase de descente ondulée (*a*), un abaissement actif du plancher buccal, de plus en plus prononcé quand on lit de droite à gauche; on la retrouve précédant *c*, dans le tracé du coassement, et beaucoup plus accentuée dans la courbe descendante *b* qui vient immédiatement avant.

Or, semblable abaissement s'observe chez le sujet qu'on tient en main et qu'on amène à coasser. On peut généralement voir, avant le commencement de la première expiration d'une série, la région de l'épisternum s'abaisser (fig. 9), et l'on perçoit par tâtonnement au moyen d'une tige mousse, que l'hyoïde tiré en avant a pris une position plus verticale, avec abaissement de sa région postérieure. Comme il n'y a pas d'insertion musculaire sur l'épisternum, on a le droit d'admettre que c'est le mouvement de bascule de l'hyoïde qui lui donne sa position nouvelle. L'affaissement passif du plancher buccal produit par l'expiration pulmonaire fait ensuite disparaître, pour la durée du coassement, la courbe rentrante comprise entre l'épisternum et la pointe de la mandibule.

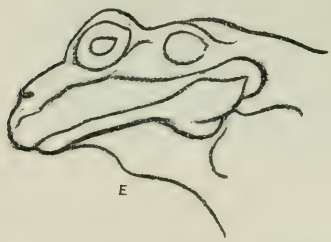


Fig. 9. — Tête vue de profil au commencement d'un coassement : abaissement de l'épisternum *E*, indiquant le mouvement de bascule de l'hyoïde permettant l'occlusion des choanes par les cornes antérieures.

C'est ce mouvement de bascule de l'hyoïde qui se traduit sur le graphique 8 par la grande descente *b*, dont les ondulations me paraissent indiquer que les contractions musculaires correspondantes ne sont atteintes qu'à la suite de stimulations nerveuses multiples. On retrouve des descentes analogues (*a*, *a*, *a*...), de plus en plus atténuées, après le coassement, suivies d'expirations pulmonaires ordinaires : comme si le coas-

sement efficace était suivi de coassements avortés par suite de l'absence de contraction des parois de l'abdomen.

Le graphique 8 est intéressant, parce qu'il nous livre un coassement élémentaire simple. Le même complexe expiration-inspiration se reproduit, dans beaucoup de cas, plusieurs fois de suite, sans rétablissement du niveau primitif du plancher buccal et sans intercalation de mouvements respiratoires ordinaires. Il s'ensuit que le même air passe des poumons dans la cavité buccale et réciproquement, sans qu'il y ait perte, ordinairement [1]. Or, *souvent*, les narines ne se referment pas complètement pendant cette succession d'expirations et de réinspirations répétées. Baglioni (p. 42) veut que les narines restent *toujours* fortement béantes, quand les manœuvres se répètent sans interruption; mais j'ai vu maintes fois, au cours de coassements prolongés, les ailes des narines rester vigoureusement fermées, sans oscillations. Il n'est pas moins vrai que la production du coassement prolongé ne nécessite pas la fermeture des narines : j'ai pu le déterminer chez des sujets dont les ailes des narines avaient été enlevées et dont les orifices restaient conséquemment ouverts, de même qu'avec des individus chez lesquels je maintenais une narine béante au moyen d'un tube fin en verre, muni d'un petit index d'eau.

L'obturation indispensable des conduits nasaux, dans ces conditions, ne peut se faire que d'après le mode de Baglioni, par l'occlusion des choanes au moyen des cornes antérieures de l'hyoïde, dont l'écart correspond à celui des choanes. Et le redressement de l'hyoïde, que j'ai décrit plus haut, est précisément la manœuvre qui pousse les processus antérieurs vers les choanes et les fentes des récessus latéraux. Il va de soi que ce ne sont pas les cornes cartilagineuses elles-mêmes qui assurent l'occlusion, mais la muqueuse buccale qui les recouvre; il ne

[1] J'ai vu cependant, certaines fois, que de l'air s'échappait par les narines plongées sous l'eau.

semble pas que la langue intervienne régulièrement dans cette fermeture, car si l'on ouvre rapidement la bouche chez un sujet qui a longuement coassé, on trouve la langue rétrécie entre les deux cornes saillantes; de plus, une Grenouille à laquelle la langue a été enlevée coasse facilement.

Le second graphique que je donne ci-joint m'a été fourni par un sujet que des excitations prolongées avaient rendu très réceptif: pendant plus d'une minute, et sans stimulation nouvelle, il a

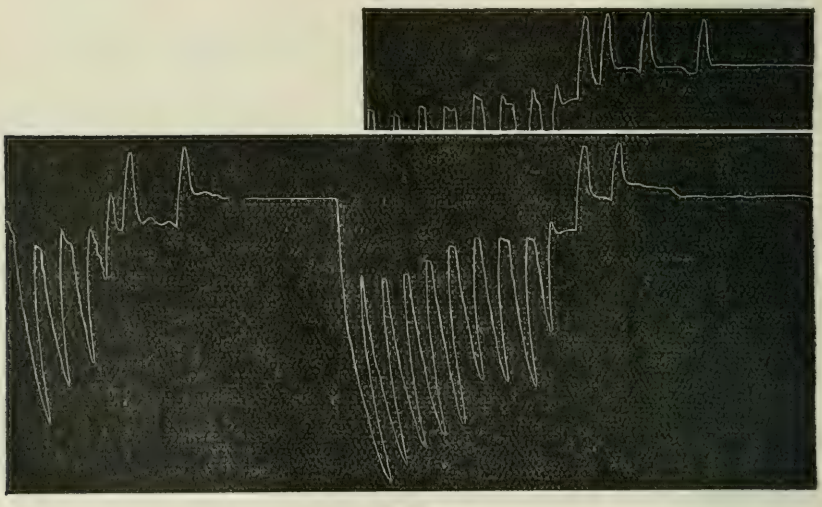


Fig. 10 — Balancement du plancher buccal, à l'occasion de coassements, chez un sujet très sensible. (Hauteurs × 5 1/2; la longueur du graphique correspond à 40 secondes.) Au-dessus, portion d'un tracé analogue, montrant davantage les traces du mouvement des narines, au sommet des réinspirations.

coassé longuement, après des intervalles réguliers pendant lesquels les mouvements respiratoires étaient suspendus. Le tracé, où le niveau des repos s'est heureusement maintenu fixe, est particulièrement intéressant à deux égards. D'abord, la première expiration du coassement débute de façon abrupte, sans indication d'une phase préliminaire correspondant au mouvement de bascule de l'hyoïde; et cependant, on retrouve

dans les trois derniers éléments de la manœuvre la trace évidente du rétablissement de l'hyoïde, inverse d'un basculement antérieur. Il faut en conclure, je pense, que chez notre sujet, après les manœuvres d'entraînement des coassements précédents, la pose de l'hyoïde s'effectuait immédiatement, au cours même de l'expiration pulmonaire initiale. En second lieu, les sommets des balancements du plancher buccal portent très distinctement, surtout sur le fragment supérieur surajouté, la trace de l'ouverture des narines : il y a eu, après chaque mouvement de réinspiration, relâchement très lent du mécanisme occluseur des ailes nasales; et comme l'absence de mouvements respiratoires entre les coassements successifs ainsi que la ressemblance des tracés de ceux-ci prouvent qu'il n'y a pas eu de perte d'air pulmonaire, la figure fournit la démonstration graphique de l'existence et de l'efficacité de l'occlusion des choanes.

La conclusion du présent paragraphe est que l'occlusion des choanes affirmée par Baglioni se produit à l'occasion du coassement. Mais nous avons vu que la série des éléments qui composent une manœuvre de coassement ne sont que des variétés de manœuvres de ventilations pulmonaires qui ne se différencient pas brusquement d'un complexe expiration-inspiration ordinaire. Il est donc possible que des formes de foulements buccaux, intermédiaires entre le coassement et l'inspiration ordinaire, utilisent encore le même mode d'obturation des conduits nasaux. Cela veut dire que, si je n'admets pas le mécanisme de Baglioni dans la respiration ordinaire, je ne veux point nier qu'il puisse se rencontrer dans des modes extraordinaires de ventilation des poumons.

J'en ai rencontré un cas chez une Grenouille dont les ailes des narines avaient été enlevées depuis longtemps : il arrivait parfois à ce sujet, après qu'on l'avait amenée à coasser fréquemment, de reprendre, dans la main de l'observateur, un mode de

respiration en apparence normal, avec un gonflement progressif et notable des poumons, qui nécessitait une fermeture des conduits nasaux lors des inspirations. L'obturation se produisait du côté choanal, comme l'indiquait la ligne du profil du plancher buccal; et il suffisait alors d'une pression sur l'appendice xiphoïde du sternum, suffisante pour tirer l'épisternum un peu plus vers le bas encore, pour qu'on obtienne un échappement d'air, avec sifflement, par les narines, au moment de l'expiration pulmonaire : la manœuvre avait attiré l'hyoïde vers le bas et séparé des choanes les cornes antérieures. Le même résultat s'obtenait par l'abaissement de l'épisternum au moyen d'une épingle : le sujet devenait incapable de regonfler sérieusement ses poumons.

Conclusions.

Si l'on veut résumer de manière aussi concise que possible les conclusions des observations précédentes, on dira : Le mécanisme de l'occlusion des choanes par les cornes antérieures de l'hyoïde, que Baglioni fait intervenir à la fin de la constriction de la cavité buccale qui foule de l'air dans les poumons, ne se produit pas dans la respiration ordinaire. Il fonctionne très généralement lors du coassement prolongé et peut s'observer exceptionnellement dans des cas extraordinaires de ventilation des poumons. Il comporte, en même temps que la protraction des cornes antérieures, un mouvement de bascule de l'hyoïde, avec abaissement de l'épisternum, qui révèle à l'extérieur son intervention.

DEUXIÈME NOTE

La respiration aérienne du Pélobate

Zoologie. — **Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens,**

par Laure WILLEM, candidat en médecine [1].

Deuxième note. — La respiration aérienne du Pélobate.

On pouvait s'attendre à ce que le Pélobate, qui peut passer une notable partie de son existence enfoui complètement dans la vase molle, constitue un type de Batracien curieux au point de vue respiratoire; j'ai eu l'occasion, en observant deux jeunes exemplaires élevés de têtards et un gros sujet adulte, de relever chez le Pélobate brun des caractéristiques curieuses de la respiration aérienne.

1. Allure générale des mouvements respiratoires. — Placé sur un fond mou de sable fortement imprégné d'eau, le Pélobate commence presque immédiatement ses manœuvres d'enfouissement. Les deux membres postérieurs se mettent, d'abord simultanément, puis avec une certaine alternance, à repousser vers le haut le substratum, dans lequel s'enfoncent, par leur rebord externe, les palettes inclinées constituées par le pied et le tarse; généralement, une certaine prédominance de l'un ou l'autre membre ou un défaut d'homogénéité de la pâte occasionnent une rotation du corps de l'animal. Dès que les mains arrivent à plonger dans le cratère ainsi commencé, les membres antérieurs se mettent à leur tour à repousser les parois obliques et contribuent au creusement de la cavité; l'animal se

---

[1] Présenté par MM. P. Pelseneer et V. Willem.

trouve bientôt recouvert par le reflux de la bouillie de sable, et sa position n'est plus signalée à l'extérieur que par les restes du rebord circulaire de l'ancien cratère.

On peut constater dans des récipients peu profonds, où le Pélobate ne peut disparaître complètement, que pendant la période d'immersion il n'y a naturellement pas de mouvements respiratoires proprement dits; mais de temps en temps se produisent des manœuvres de ventilation pulmonaire, comprenant une expiration brusque dans la cavité bucco-pharyngienne et un reflux immédiat vers les poumons, qui se révèlent à l'observateur par des soubresauts des parties dorsales des flancs émergés. Ce sont là, en régime particulier et constant, des manœuvres de brassage du contenu pulmonaire qui n'avaient encore été observées que chez le mâle de Grenouille en accouplement, pendant ses longs séjours obligés sous l'eau [1].

La période d'immersion peut être de longue durée, vingt minutes par exemple. On voit ensuite le Pélobate émerger son museau et redresser plus ou moins fortement sa tête boueuse, d'autant plus, semble-t-il, que la gangue qui continue à couvrir ses narines exerce une excitation plus considérable. Puis un mouvement pulmonaire expiratoire amène une expulsion d'air par les narines, qui dégage les orifices nasaux externes ou l'un d'entre eux. Si la tentative ne réussit pas du premier coup, une deuxième, une troisième la suivent, après des intervalles où les mouvements respiratoires cessent complètement. Quelquefois une patte antérieure émerge de la boue, pour venir frotter l'extrémité du museau et enlever la couverture d'une narine.

Puis les manœuvres de ventilation pulmonaire, précédées d'aspiration buccale, que nous décrirons plus loin, se succèdent rapidement, à peine interrompues de quelques mouvements de respiration buccale pure : elles conduisent tout d'abord à un

---

[1] V. Willem, *Observations sur la respiration des Amphibiens.* [Bulletin de l'Académie royale de Belgique (Classe des Sciences), 1920, p. 308.]

gonflement pulmonaire qui compense la perte expiratoire initiale; puis elles s'accompagnent de variations périodiques du volume pulmonaire qui traduisent un renouvellement plus accusé du contenu des poumons.

L'intensité et la durée de ces premières manœuvres qui suivent l'émergence varient avec la durée de l'immersion précédente. Les graphiques de la figure 1 en donnent une idée approchée,

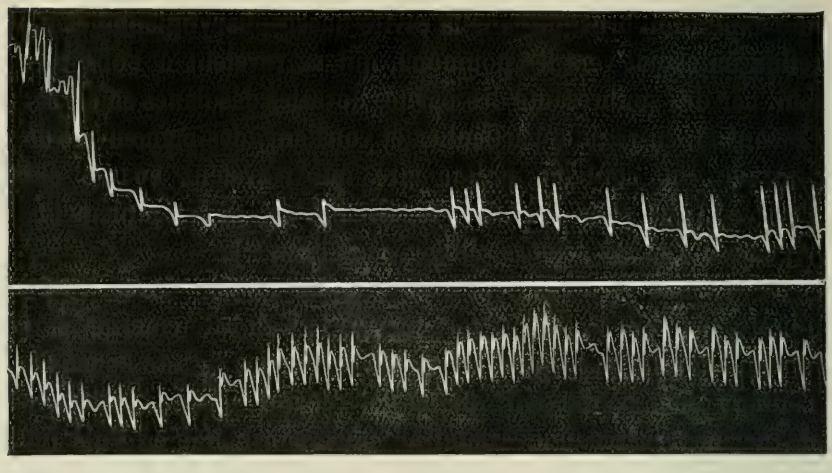


Fig. 1. — Pélobate à son émersion de la boue : tracé des mouvements du point culminant de la saillie dorsale d'un poumon (vitesse : 2 $^1/_2$ millimètres par seconde; hauteurs multipliées par 10; les mouvements en hauteur sont inversés).

parce qu'il est presque impossible d'obtenir des tracés impeccables avec un animal qui se déplace par intervalles; aussi ai-je été obligée de reconstituer une représentation de ces phénomènes au moyen de deux fragments empruntés à deux expériences distinctes.

Ces graphiques comportent l'inscription des mouvements des flancs, ou plus exactement ceux du point culminant de la saillie dorsale déterminée par un poumon. Elle est obtenue par l'intermédiaire d'un petit disque, du poids d'un gramme, relié au court bras du levier inscripteur, de telle sorte qu'un affaisse-

ment du poumon se traduisait par une hausse de la courbe, et inversement. Les manœuvres de ventilation pulmonaire donnaient lieu à de grands crochets que nous analyserons plus loin; les mouvements dépendants de la ventilation buccale s'indiquent par de petites ondulations du tracé.

Le graphique supérieur débute après un repos qui a suivi le moment où l'animal s'est, au moyen d'une patte, essuyé le museau; la grande descente traduit à la fois un soulèvement du corps et un gonflement des poumons. Le graphique inférieur, obtenu dans une autre expérience, après une plus longue immersion, débute à un moment qui correspond à peu près à la fin de la première ligne; il indique plus nettement les variations périodiques du volume des poumons.

Puis un régime respiratoire plus tranquille s'établit progressivement, comportant de moins en moins de manœuvres de ventilation pulmonaire, intercalées entre des groupes d'oscillations de ventilation buccale pure.

La figure 2 donne une idée de ce régime respiratoire : les ondulations ordinaires du tracé, grandes ou petites, sont des oscillations du plancher buccal correspondant à une simple ventilation buccale; les ouvertures de la glotte se marquent par les quelques crochets très aigus dirigés vers le bas du tracé, en *p*. Soit dit en passant, on a sur ce tracé, qui a duré 110 secondes,

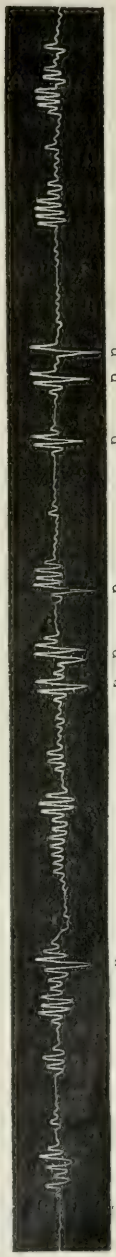


Fig. 2. — Tracé des mouvements du plancher buccal (ordonnées multipliées par 7; vitesse : 2 millimètres par seconde). En *p*, aspiration, expiration et inspiration pulmonaires.

un exemple démonstratif des périodes qui caractérisent la plupart des séries de mouvements respiratoires chez les Amphibiens et qui se marquent surtout dans les cas, comme dans celui-ci, où les balancements du plancher buccal, peu amples, s'atténuent entre les ventres du tracé, au point de devenir insensibles à l'observation simple.

L'accalmie des mouvements peut, chez mon Pélobate, aller plus loin encore, soit que la tête se renfonce dans la boue, soit que le museau reste horizontal et quelque peu émergé : pendant plusieurs minutes les oscillations buccales cessent complètement.

Puis on voit reparaître la série des phénomènes précédemment signalés : des manœuvres espacées de ventilation pulmonaire comportant une expiration suivie immédiatement d'une réinspiration; quelquefois de légers mouvements des membres postérieurs, analogues à des mouvements fouisseurs, produisent aussi par la compression locale des poumons un brassage analogue de leur contenu; puis, après un léger relèvement éventuel du museau, il y a débouchage des narines, trois ou quatre mouvements pulmonaires peu amples, suivis d'un repos complet; puis, à diverses reprises, trois ou quatre manœuvres de ventilation pulmonaire plus amples, suivies de repos : la répétition des phénomènes reproduits dans les tracés de la figure 1, mais avec une atténuation en rapport avec l'absence d'efforts musculaires antérieurs.

Et des heures, une journée entière s'écoulent ainsi, par l'addition de longues périodes analogues, formées elles-mêmes, comme je l'ai dit ci-dessus, de complexes d'autres périodes plus élémentaires. Le Pélobate non inquiété reste à demi enfoui, le museau plus ou moins relevé au-dessus de la boue, la tête recouverte du mélange pâteux qu'il n'écarte même pas de ses cornées, à peu près invisible pour un observateur non prévenu. Même pendant la nuit, nous a-t-il semblé, quand la faim ne le pousse pas à partir en chasse, il reste ainsi terré. Faute de

l'avoir observé en chasse, j'ai essayé de le faire marcher, et cela n'a pas changé son régime respiratoire.

2. Importance de la fermeture des choanes. — C'est, je crois, le moment d'exposer que pendant toutes ces manœuvres de ventilation pulmonaire qui suivent une émersion les narines restent ouvertes et que la fermeture des conduits nasaux se produit du côté des choanes. On a l'occasion de s'en convaincre chez un Pélobate tranquille, à peu près enfoui dans du sable mouillé.

A un moment déterminé, un léger mouvement d'élévation du museau amène la région des narines au-dessus du niveau de la boue; ces narines restent bouchées par un tampon de sable mouillé, malgré que leur cadre soit ouvert à peu près au maximum.

Des manœuvres de ventilation pulmonaire, avec conduits nasaux fermés, apparaissent et leur fréquence s'accélère au point d'atteindre le rythme des mouvements respiratoires ordinaires; elles s'accompagnent généralement d'une faible déformation du pourtour des narines et d'un très léger courant oscillatoire de l'eau qui mouille les grains de sable formant le tampon obturant les narines. Ce qu'il importe de remarquer dans cette occurrence, c'est que des échanges alternatifs et rythmés d'air entre les poumons et la cavité buccale, échanges qui s'accompagnent d'une oscillation verticale des yeux et très probablement de changements sérieux de la pression bucco-pharyngienne, n'entraînent pas de courant d'air dans les conduits nasaux, malgré que les narines ne soient fermées que par un dôme mince et délicat de sable mouillé; il faut en conclure que les choanes sont fermées de façon permanente.

Pendant une période qui peut durer une ou plusieurs minutes, il y a ainsi échanges rythmiques d'air entre les poumons et la cavité buccale, sans intervention d'air nouveau. Petit à petit, le cadre des narines s'élargit un peu; de minimes oscillations des

ailes accompagnent de façon de plus en plus accentuée le rythme de ces échanges; puis, tout à coup, le ménisque pâteux qui fermait une des narines crève avec un petit claquement et l'un des conduits nasaux, au moins, devient perméable : le rythme respiratoire continue avec la même fréquence, mais il s'intercale dans la série des manœuvres quelques mouvements de ventilation buccale.

Cependant les déformations rythmiques des cadres des narines ne s'amplifient pas; les orifices externes restent ouverts au cours des manœuvres fréquentes de ventilation pulmonaire, révélées par le jeu ordinaire des flancs.

Il y a donc, alternativement et de manière bien coordonnée, obturation et réouverture de l'une des choanes en rapport avec les phases de la ventilation pulmonaire. Et ce mécanisme, que, dans ma première note, j'ai montré exceptionnel chez la Grenouille, et restreint à peu près exclusivement aux manœuvres du coassement prolongé, est, chez le Pélobate, le moyen normal de la fermeture des conduits nasaux pendant la respiration ordinaire.

Et ici aussi, chez le Pélobate, le plancher buccal prend fréquemment l'allure verticale que j'ai vue, chez la Grenouille, caractériser l'intervention du mécanisme choanal. Le croquis ci-contre, par exemple, montre de profil la forme qu'adopte la tête, lorsque terré dans son trou, le Batracien s'est ramassé en boule en raccourcissant son corps, ramenant le museau en arrière, presque au niveau de la pointe du sternum et en faisant saillir fortement les deux proéminences dorsales de ses flancs.

Fig. 3. — Tête de Pélobate, dans son terrier. *s*, niveau de la pointe du sternum.

Dans ces conditions, les oscillations du plancher buccal se marquent relativement peu dans le sens vertical, et l'on ne perçoit guère que le jeu transversal des régions latérales de la peau recouvrant le sinus sublingual.

On peut constater, en ouvrant la bouche avec précaution, que la langue du Pélobate est notablement plus large, dans sa partie antérieure, que chez la Grenouille : souvent elle déborde latéralement les branches de la mandibule, de façon que ses bords amincis se relèvent le long des portions verticales de la mâchoire supérieure. C'est la face supérieure de cette langue charnue, soutenue par de grands processus antérieurs de l'hyoïde [1], qui, par ses déformations et ses mouvements verticaux, joue le rôle de valvule mobile pour la choane perméable.

Il me paraît peu probable que le jeu de ce mécanisme ait la précision requise pour remplacer, dans le réglage de l'accroissement ou de la diminution rythmique de la capacité pulmonaire, le rôle de la manœuvre des narines, qui, par le fait que la fermeture survient un espace de temps plus ou moins long après le moment de l'ouverture de la glotte, détermine la quantité plus ou moins grande d'air qui s'échappe par les narines tout au début de l'expiration pulmonaire [2]. Aussi les variations périodiques du volume pulmonaire, d'ailleurs relativement peu considérables, que j'ai signalées ci-dessus immédiatement après l'émersion, ont-elles, d'après ce que j'ai pu remarquer, une autre origine : la variation de l'amplitude des oscillations buccales et spécialement de l'aspiration qui souvent précède la ventilation pulmonaire; on remarque aussi que le niveau moyen des oscillations du plancher buccal varie très rapidement.

Pendant le *coassement* aussi, c'est principalement la fermeture des choanes par la langue qui assure l'obturation des conduits nasaux.

---

(1) Voir la figure 75, p. 196, dans G.-A. Boulenger, *The tailess Batrachians of Europe,* Part I, 1897.

(2) Voir V. Willem, *Les mouvements respiratoires de la Grenouille.* (Archives néerlandaises de Physiologie, t. III, 1919, p. 342.)

J'arrive à provoquer facilement chez mon sujet des coassements en séries, en l'amenant en cet état particulier que nous appelons provisoirement, avec E. Rabaud, « immobilisation réflexe ». Pour cela, il suffit de le renverser sur le dos, couché par exemple sur la main de l'observateur, et de le secouer quelques instants : les pattes postérieures, non soutenues, s'étendent et restent pendantes en demi-contraction; la tête s'infléchit vers le dos et les yeux se rétractent à demi dans les orbites; les membres antérieurs se tiennent dressés. Dans ces conditions, des coassements se provoquent fort aisément par le moindre attouchement ou se produisent en apparence spontanément; lorsque le sujet a été longuement traité de la sorte, on peut encore le faire coasser, par pression sur les flancs, après l'avoir ramené dans la position normale

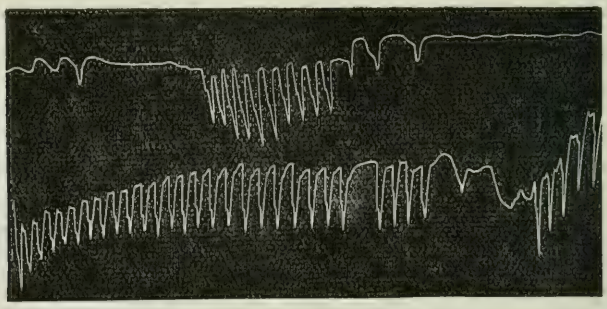


Fig. 4. — Graphique des mouvements du plancher buccal, lors de coassements : le tracé supérieur montre un coassement; le tracé inférieur traduit trois reprises; vitesse : 5 $^1/_2$ millimètres par seconde; hauteurs multipliées par 5.

Ces coassements prolongés sont des séries de « wôk » qui se répètent, huit ou dix fois, à intervalles très rapprochés. La figure 4 en donne deux graphiques, comparables à ceux que j'ai publiés antérieurement pour la Grenouille : chaque expiration pulmonaire bruyante se traduit par une descente à crochet du plancher buccal; la contraction qui foule l'air dans les poumons est diphasique.

J'ai bien observé que lors des premiers groupes ainsi obtenus dans une expérience, les narines se ferment au moment de la première expiration et restent closes pendant toute la série, pour se rouvrir ensuite. Mais après trois ou quatre groupes d'expirations sonores, les orifices se relâchent et restent constamment ouverts; l'occlusion des conduits nasaux est dès lors assurée exclusivement par la fermeture des choanes. Il est bien possible que ce mécanisme intervenait déjà dès le début des manœuvres du coassement et que le mouvement des narines, dû aux muscles masticateurs, ne soit qu'un phénomène secondaire, un renforcement de sécurité pendant une période où le régime n'était pas bien établi encore.

Ce qui me fait penser ainsi, c'est qu'on fait apparaître de grands mouvements des ailes des narines, qui s'amplifient progressivement jusqu'à la fermeture des orifices externes, quand on presse fortement les flancs du Pélobate maintenu entre les doigts. Or, il y a passage graduel entre le régime respiratoire ordinaire, à narines ouvertes, où intervient la fermeture des choanes, et les conditions anormales nouvelles. Et il est peu probable qu'une augmentation de la pression buccale fasse apparaître un réflexe de fermeture des conduits nasaux moins efficace autrement que comme conséquence accessoire d'une contraction plus vive des muscles masticateurs.

3. Forme des mouvements respiratoires. — Considérons maintenant isolément les mouvements respiratoires élémentaires.

La figure 5 donne trois aspects ordinaires des oscillations du plancher buccal, ou, pour mieux spécifier, d'un point de la ligne médiane ventrale situé, chez un très gros exemplaire, un millimètre en avant de la saillie antérieure du sternum. Ces trois tracés se distinguent, à première vue, par l'amplitude des oscillations relevant de la ventilation buccale : ce sont trois fragments espacés le long d'un même graphique.

La forme des indentations correspondant aux manœuvres de

la ventilation pulmonaire est particulière. La chute correspondant à l'expiration pulmonaire est très brusque, en même temps que très profonde : beaucoup plus brusque que chez la Gre-

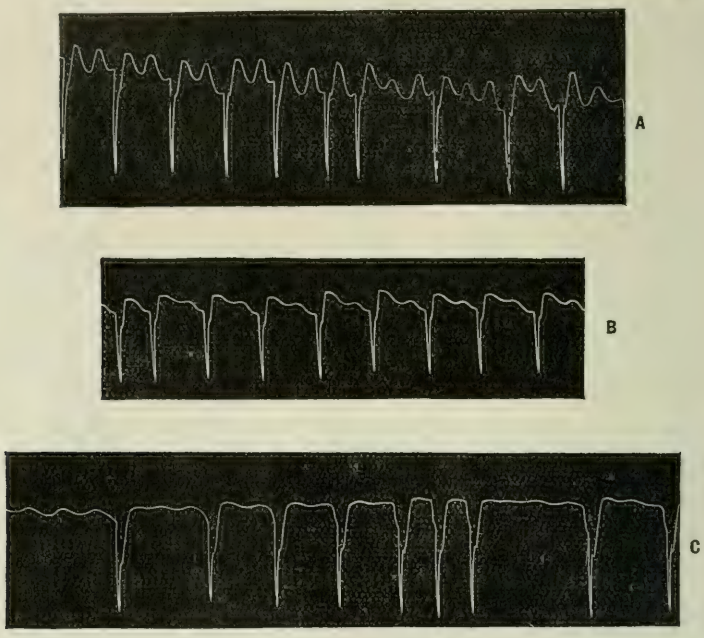


Fig. 5. — Trois aspects des tracés des oscillations du plancher buccal (point situé à 1 millimètre en avant de la saillie antérieure du sternum); vitesse : 5 ½ millimètres en une seconde; ordonnées multipliées par 9.

nouille, avec laquelle je me suis antérieurement exercée. Si l'on compare ces tracés avec des tracés analogues publiés pour la Grenouille, par exemple ceux des figures 4, 9, 12 du mémoire de mon père [1], on voit immédiatement que, chez la Grenouille, la ligne de descente s'infléchit rapidement vers l'horizontale, et cela d'autant plus vite que les poumons étaient peu gonflés; tandis que chez le Pélobate, la ligne reste constamment presque

[1] V. Willem, *Mémoire cité*, p. 322.

verticale et passe à la remonte d'inspiration par un crochet aigu. C'est que le volume du contenu pulmonaire ne se trouve pas sensiblement diminué par l'expiration; et cette forme de la dépression passive du plancher buccal est un témoignage graphique indirect de l'énormité des poumons [1].

Un autre signe presque constant du tracé élémentaire est le diphasisme de la réinspiration; mais je ne vois pas que ce soit un caractère particulier au Pélobate. Nous verrons plus loin quelle en est l'origine probable.

Mais un aspect plus intéressant, à mon sens, caractérise les ondulations : l'existence, presque constante, d'une « aspiration » buccale précédant la manœuvre de ventilation pulmonaire. Sur la figure 5, *C*, on voit que l'affaissement du plancher buccal correspondant à chaque ventilation pulmonaire paraît diphasique : il comprend, outre la chute expiratoire, une descente préalable, qu'il faut en séparer, parce qu'elle passe graduellement (considérer les cas de droite à gauche) à la descente de l'oscillation ordinaire. D'autre part, la considération de la figure 5, *A*, et de la figure 6 montre que, très fréquemment, la descente de l'oscillation buccale qui vient avant l'ouverture de la glotte est plus profonde que les précédentes, qui correspondent à la ventilation buccale simple. On se convainc ainsi que les divers aspects observés sur le tracé révèlent l'existence, avant l'ouverture de la glotte, d'un renforcement de l'abaissement du plancher buccal, d'une « aspiration » précédant la manœuvre de la ventilation pulmonaire. Bien plus, le tracé de la figure 5, *B*, dont les éléments se retrouvent en divers points de la figure 6, montre que cette aspiration peut débuter plus tôt, par un abaissement progressif du plancher buccal au cours de plusieurs oscillations ordinaires précédant l'ouverture de la glotte.

---

(1) Voir la planche IX de l'ouvrage de G.-A. Boulenger, et la fig. 21 *B*, p. 50

Qu'elle commence tôt ou tard, cette manœuvre, à en juger par les inscriptions d'une certaine durée que j'ai faites, est régulière et fréquente chez le Pélobate, tandis qu'elle est rare chez la Grenouille, au point que V. Willem, dans son premier mémoire sur les mouvements respiratoires chez cette dernière forme, était arrivé à nier l'avantage qu'il pouvait y avoir à distinguer cette phase, définie par Gaupp, dans la respiration des Grenouilles.

Cette aspiration contribue à accroître le volume d'air qui sera foulé dans les poumons lors de la réinspiration suivante, et si son usage répété n'était pas compensé par une perte de l'air respiratoire, le contenu des poumons se trouverait augmenté de façon progressive et constante. Or, l'observation montre qu'il n'en est pas ainsi : le volume des poumons, au cours d'une période assez longue, reste sensiblement constant, et même ses fluctuations périodiques me semblent moins importantes que chez la Grenouille et le Crapaud commun. Ce fait signale une perte sérieuse d'air pendant la période qui sépare l'ouverture de la glotte de la fermeture des conduits nasaux, et je suis tentée d'en conclure que l'occlusion choanale, propre au Pélobate, est un mécanisme moins sensible et de régulation moins précise que l'occlusion du côté externe, observée chez la Grenouille.

4. Mouvements des flancs. — Les déformations et secousses que subissent les parois des poumons et qui se traduisent par les mouvements de la peau des flancs sont intéressantes en raison des renseignements qu'elles fournissent sur les mouvements respiratoires actifs; il convient d'ailleurs d'en établir le synchronisme avec ceux-ci, parce que, dans bien des circonstances, elles sont les seuls mouvements qu'on puisse pratiquement inscrire.

Les figures 1, 6, 8 en fournissent divers aspects, et le diagramme 7 reconstitue, d'après des repérages, le synchronisme de ces mouvements des flancs avec les phases de la respiration.

Le tracé *PB* et le tracé *F* ont été obtenus par l'agrandissement des graphiques de la figure 6 ; le tracé *P* est dessiné d'après le graphique 3 de la figure 8. Mais comme les graphiques obtenus

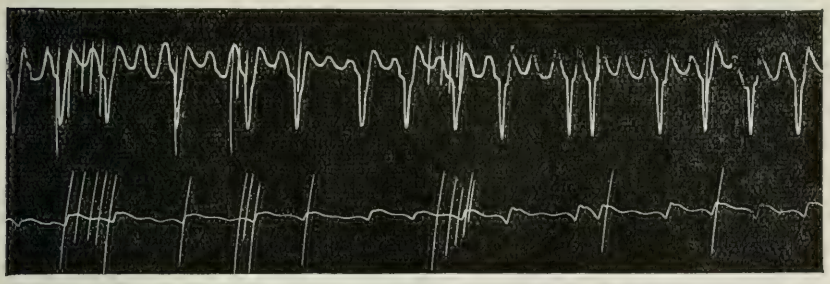


FIG. 6. — Tracés simultanés des balancements du plancher buccal et des mouvements des flancs ; vitesse de rotation : 5 $^1/_2$ millimètres en une seconde ; ordonnées multipliées par 5. Dans le tracé des flancs (ligne inférieure) les mouvements sont inversés.

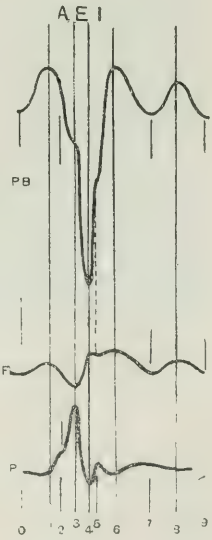


FIG. 7. — Diagramme des balancements du plancher buccal et des mouvements des flancs.

PB. Graphique du plancher buccal.

F. Mouvements des flancs, d'après la figure 6, inversés.

P. Mouvements des flancs, d'après le tracé de la figure 8 (3), redressés ; ordonnées amplifiées davantage.

A. Aspiration.

E. Expiration pulmonaire.

I. Constriction buccale.

dans mes expériences, en raison de la position du levier enregistreur, sont inversés (c'est-à-dire qu'un affaissement des flancs se traduit par une hausse de la courbe et un gonflement des

flancs par une descente du tracé), — ce qui complique les lectures, — j'ai redressé ce tracé *P*, afin de faciliter au lecteur les explications qui vont suivre.

La considération des ordonnées 0, 7, 8, 9, correspondant à des phases de la ventilation buccale simple, montre que les flancs subissent les influences que divers auteurs ont décrites chez la Grenouille et qui résultent des déplacements de la masse du larynx; le retrait inspiratoire comprime les poumons et soulève les flancs, tandis que le mouvement en avant, au moment de l'expiration, produit un léger affaissement de la paroi abdominale.

On comprend donc immédiatement que l'abaissement du plancher buccal précédant la manœuvre de ventilation produise un effet analogue de soulèvement des flancs. Mais il se fait généralement (fig. 8, *1, 2, 3*) que celui-ci est beaucoup plus considérable que ne le faisait prévoir le déplacement vertical du plancher buccal; il y a donc un autre facteur — et ce ne peut être que le retrait vers l'arrière du larynx — qui prend, lors de l'aspiration, une importance singulièrement accentuée. Et j'incline à penser que le diphasisme, révélé par la courbe des flancs, appartient précisément à la manœuvre du larynx, comme semble le confirmer le tracé, obtenu précédemment chez une Grenouille à laquelle le museau avait été enlevé (figure 7 de la note précédente). Le tracé 4 de la même figure 8 ne présente pas cet élément : il

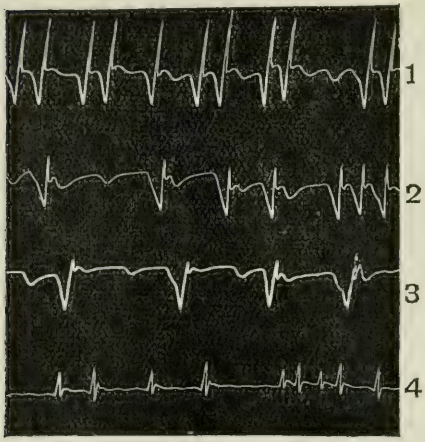


Fig. 8. — Tracés des mouvements des flancs.

Pour 1, 2, 3, ordonnées multipliées par 9; vitesse : 4 millimètres par seconde.

Pour 4, ordonnées multipliées par 5; vitesse : 5 ½ millimètres par seconde.

me paraît correspondre à des oscillations du type *C* de la figure 5.

A l'instant 3, l'ouverture de la glotte et l'expiration pulmonaire amènent un affaissement des flancs, brusque, ayant tendance à donner une baïonnette sur les tracés à grande amplification quand le stylet ne frotte guère.

Puis vient la manœuvre de constriction buccale, en deux phases, 4-5-6. On remarque immédiatement que cette opération, qui fait équilibre sur le tracé supérieur à la descente 1-4, ne donne sur les tracés inférieurs que des remontes insignifiantes, formées d'ailleurs d'une première phase ascendante, suivie d'une phase descendante. C'est que l'influence du déplacement horizontal du larynx interfère avec celui du refoulement buccal et le contrarie surtout dans la deuxième phase : pendant, en effet, que la pompe buccale foule de l'air dans les poumons, l'avancée du larynx augmente la capacité de ceux-ci. Et l'allure de la courbe montre précisément que ce facteur prépondérant n'intervient pas dès le début de la réinspiration, mais à l'ordonnée 5. Nous retrouvons ici, par un procédé d'inscription tout autre, et existant à l'état normal, l'action du facteur qui permettait une « aspiration pulmonaire » à nos Grenouilles à museau amputé.

Et nous tenons en même temps l'explication de l'inflexion de la remontée du plancher buccal. Il se pourrait que la contraction musculaire du plancher, rencontrant du côté de la pression pulmonaire une résistance qui grandit, marquât un certain ralentissement, jusqu'au moment où l'avancée du larynx supprime la difficulté et permet une accélération de vitesse du relèvement; il se peut aussi, plus probablement, que cette influence du mouvement horizontal du larynx sur le relèvement de l'hyoïde s'exerce tout directement, comme une seconde action musculaire portant sur des organes solidaires, l'hyoïde et le larynx.

Pour la seconde fois, l'interférence entre les mouvements horizontaux du larynx et ceux du plancher buccal ajoute une

oscillation au tracé de la pression pulmonaire et du gonflement des poumons.

Au premier abord, cette conclusion paraît contradictoire avec les données d'un double graphique, que j'ai publié précédemment pour la Grenouille, où se marque un synchronisme presque parfait entre les oscillations verticales du plancher buccal et les déplacements horizontaux de l'hyoïde ([1]).

Remarquons d'abord que le tracé de la pression pulmonaire est, chez la Grenouille, pendant la manœuvre de ventilation, un V simple, dont la branche montante n'est que faiblement affectée par un diphasisme qui, chez le Pélobate, la recourbe vers le bas. Cette différence importante peut s'expliquer, en conservant la notion du synchronisme, reconnu chez la Grenouille, du relèvement du plancher buccal et du déplacement vers l'avant d'un point ventral du larynx, auquel le crochet du levier a été fixé; mais elle introduit la nécessité d'un mouvement plus accentué de rotation du larynx qui, surtout à partir de l'instant 6, fait basculer sa portion dorsale vers l'avant.

Or, cette manœuvre est une résultante même du jeu de l'hyoïde chez le Pélobate : tandis que l'hyoïde chez la Grenouille oscille verticalement en restant à peu près parallèle à lui-même, nous voyons chez le Pélobate son excursion fort réduite en avant, en face des choanes; son balancement devient donc plutôt une rotation autour de ce point antérieur, et son action sur le volume de la cavité buccale s'en trouve fortement diminuée. Par contre, l'importance relative de l'avancement du larynx en est augmentée; et nous lui voyons compenser et au delà l'influence de la réinspiration aérienne.

Nous constatons donc, par un double exemple, une différence dans le jeu des flancs chez une forme à occlusion externe des narines et chez une autre où les choanes se ferment : il semble

---

([1]) Figure 3 de ma première note, p. 163.

qu'il soit possible, rien qu'à l'examen des flancs, de constater si le Batracien observé se sert ou non du mécanisme d'occlusion interne des conduits nasaux.

5. Résumé. — En résumé, les mœurs particulières du Pélobate, qui s'enfouit pendant des durées relativement longues dans la vase molle ou fluide, imposent aux mouvements respiratoires de ce Batracien des allures caractéristiques.

Tout d'abord, avec cette faculté de s'immerger longtemps, va de pair la capacité considérable, bien connue, des poumons. Et cette habitude, qui entraîne l'arrêt prolongé des mouvements respiratoires ordinaires, développe la fréquence de mouvements particuliers, très rares chez la Grenouille, où ils ont un caractère asphyxique : ce sont des manœuvres de ventilation pulmonaire avec conduits nasaux fermés, qui, faisant momentanément passer dans la cavité bucco-pharyngienne une certaine quantité du contenu des poumons, assurent des brassages partiels de l'air pulmonaire. C'est probablement aussi l'arrêt répété des mouvements respiratoires qui a accentué chez le Pélobate l'allure périodique de toutes les manœuvres servant à la respiration, à un degré qui est décrit dans le premier paragraphe.

La manœuvre d'enfouissement et l'immersion elle-même pourraient s'accompagner de pressions sérieuses, quelquefois prolongées, sur les flancs, qui seraient capables de vaincre la résistance de la barrière glottique et celle de la valvule nasale externe. C'est de là que dérive, je crois, la prédominance de l'occlusion des conduits nasaux du côté interne : un soulèvement de la langue par des processus antérieurs de l'hyoïde, relativement fort développés, ferme les choanes au moment de l'expiration glottique.

Mais ce mode de fermeture des conduits nasaux par un tampon charnu et mou constitue vraisemblablement un mécanisme moins sensible et de régulation moins précise que le jeu net et rapide des valves externes des narines : souvent même une seule

choane commande les échanges entre l'extérieur et la cavité buccale. Il semble que l'ouverture de la glotte s'accompagne d'une fuite d'air plus considérable que dans le cas des Grenouilles; et ce serait par mesure d'équilibration que la manœuvre de la ventilation pulmonaire est, chez le Pélobate, précédée d'une « aspiration buccale », qui renforce la quantité d'air foulée dans les poumons par la réinspiration suivante. Le résultat de cette disposition est avantageux pour le renouvellement partiel de l'air pulmonaire à chaque manœuvre élémentaire de ventilation pulmonaire.

L'emploi de ce mécanisme d'occlusion choanale limite fortement les excursions du bord antérieur de la pièce hyoïdienne : celle-ci n'oscille pas, comme chez la Grenouille, en restant à peu près parallèle à elle-même, et son jeu comporte surtout une sorte de mouvement de rotation autour de son bord antérieur. Il en résulte une diminution de l'efficacité de ce mécanisme comme piston aspirant et foulant. Par contre, l'importance relative du mouvement horizontal du larynx s'en trouve augmentée, au point que, dans une seconde phase de la réinspiration pulmonaire, il crée dans la cavité abdominale une chute de pression, malgré le foulement buccal : on peut donc parler ici d'une « aspiration pulmonaire » Accessoirement, les mouvements des flancs prennent ainsi, au moment de la ventilation pulmonaire, une allure particulière de vibration qu'on n'observe pas chez la Grenouille.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.

Extrait des *Bulletins de la Classe des Sciences*. Séance du 4 août 1923.

Zoologie. — **Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens,**

par Laure WILLEM, candidat en médecine.

(*Troisième note.*)

A. — Les mouvements respiratoires chez les Salamandres.

J'ai eu à ma disposition des *Salamandra atra* et des exemplaires de *Salamandra maculosa;* il ne m'a pas paru qu'il y eût de différence, au point de vue respiratoire, entre ces deux espèces; et mes expériences ont porté exclusivement sur des sujets de grande taille de la dernière forme.

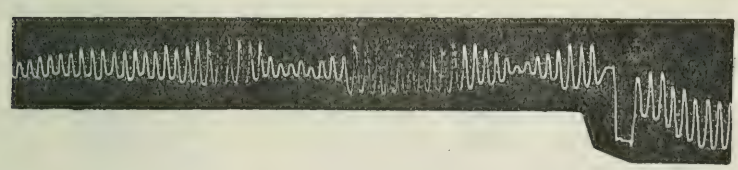


Fig. 1. — Salamandre tachetée. Graphique des mouvements du plancher buccal, pris au moyen d'un étrier passant sous la tête. A lire de droite à gauche. Ordonnées multipliées par 5; vitesse : 4 millimètres par seconde.

Le changement de niveau du début du tracé est dû à un mouvement de la tête.

Les mouvements de ventilation buccale sont relativement rapides, au rythme de 120 par minute; leur amplitude peut atteindre près de 2 millimètres, avec les variations périodiques ordinaires, dont on peut voir un exemple sur la figure 1. J'ai remarqué souvent, en fait de changement de rythme et d'amplitude des balancements buccaux, un ralentissement et une atténuation des dernières oscillations qui précèdent chaque

manœuvre de ventilation pulmonaire[1].

Ces manœuvres de ventilation pulmonaire surviennent, isolément, à intervalles généralement éloignés : elles sont espacées d'environ un quart d'heure chez un sujet tranquille; mais elles deviennent plus fréquentes, tout en restant séparées par de petits groupes d'oscillations buccales, chez une Salamandre en marche ou, mieux encore,

Fig. 3. — Tête de Salamandre tachetée, de profil; amplitude des mouvements respiratoires : le trait principal correspond à une inspiration faible de ventilation buccale; le trait supérieur, à une expiration ; les traits inférieurs correspondent respectivement au minimum de l'aspiration et à l'expiration pulmonaire.

chez un exemplaire excité par les manipulations.

Chacune de ces manœuvres (fig. 1 et 2) débute par un abaissement considérable du plancher buccal, dont on peut apprécier l'ampleur par le dessin ci-contre (fig. 3) : c'est un mouvement

Fig. 2. — Graphique analogue, à lire de droite à gauche. Variations périodiques de l'amplitude des expirations pulmonaires.

[1] Il y a aussi ralentissement et même arrêt momentané des oscillations buccales, quand la Salamandre se met à suivre du regard une proie mobile, vers laquelle elle va s'avancer (« marque d'attention »).

caractéristique « d'aspiration », qui peut d'ailleurs débuter dès le balancement précédent (fig. 2). Il comporte non seulement l'abaissement du plancher buccal, visible à l'extérieur, mais un retrait vers l'arrière du larynx : ce retrait s'aperçoit chez le sujet dont on maintient la bouche ouverte; et dans les circonstances normales, il est démontré par la hausse de la pression pulmonaire ou plus exactement par le relèvement des flancs (fig. 5) (1).

A la fin de ce mouvement d'abaissement du plancher buccal, brusque d'abord, fortement ralenti ensuite, survient l'ouverture de la glotte : l'observateur qui tient la Salamandre en main en perçoit le moment par le choc de l'affaissement pulmonaire. Chez le sujet dont on maintient la bouche ouverte, cette ouverture de la glotte coïncide avec le début d'une projection en avant du larynx, suivant la rétraction aspiratoire que j'ai signalée plus haut : ces phénomènes sont d'ailleurs semblables à ceux que j'ai décrits chez la Grenouille (2).

L'expiration pulmonaire qui en résulte s'inscrit sur les graphiques des mouvements d'un point des flancs par une chute brusque, visible sur la figure 5. En réalité, la diminution du contenu des poumons se traduit par une contraction de toute la paroi de la partie antérieure du tronc; mais elle se marque surtout par l'affaissement de la région des flancs qui se trouve en arrière de l'insertion des pattes antérieures et par un affaissement général de la ligne du dos. Quand la face ventrale de l'abdomen n'est pas collée au substratum, on perçoit également,

(1) La manœuvre d'aspiration ne retentit pas sur les flancs autant que chez le Pélobate, par exemple. Il ne faudrait pas en conclure que le retrait du larynx, qui va de pair avec l'abaissement du plancher buccal, soit moins considérable que chez les Anoures; il faut tenir compte de la forme des poumons, allongés et de faible section transversale : ici, un même déplacement longitudinal du larynx influe moins sur la pression pulmonaire, parce qu'il correspond à une fraction plus petite de la longueur totale des poumons.

(2) Première note, p. 171.

lors d'expirations amples, un relèvement de la paroi ventrale du tronc.

L'affaissement brusque du plancher buccal, qui est un autre élément de la même phase respiratoire, est souvent peu perceptible à l'examen direct, parce qu'il est relativement peu considérable. Ceci est dû à des causes multiples : la faible capacité relative des poumons (1), la distension préalable de la cavité buccale et, enfin, une perte d'air sérieuse par les narines.

Chez les Salamandres, nous rencontrons, pour l'occlusion des

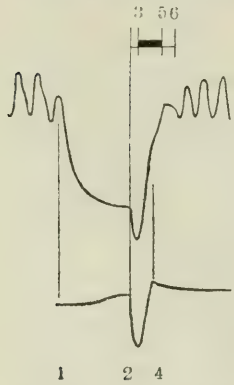


Fig. 4. — Diagramme des mouvements respiratoires de la Salamandre, comportant la fermeture des narines (ligne supérieure), les mouvements du plancher buccal (graphique supérieur) et la pression pulmonaire (tracé inférieur).

1, commencement de l'aspiration;
2, ouverture de la glotte et commencement de la fermeture des narines;
3, narines complètement fermées;
4, fermeture de la glotte;
5, commencement de l'ouverture des narines;
6, les narines sont complètement ouvertes.

narines, un mécanisme différent de celui qui caractérise les Anoures. Les mouvements de fermeture et d'ouverture s'opèrent, en effet, par de petits muscles lisses insérés sur le cartilage : un *constrictor naris*, un *dilatator naris* et un *dilatator naris accessorius*, décrits par Bruner (2).

L'occlusion se fait un peu plus profondément que le niveau de l'orifice externe ; d'ailleurs, comme on le comprend, la pointe du museau n'a pas de mouvements particuliers et les conduits nasaux ne sont pas déformés à chaque oscillation de la respiration bucco-pharyngienne.

(1) L'affaissement du plancher buccal varie naturellement, dans les divers cas, avec l'état momentané de la réplétion des poumons (fig. 2).

(2) H.-L. Bruner, *The smooth facial muscles of Anura and Salamandra.* (Morphologisches Jahrbuch, Bd XXIX, 1902 [Taf. XVII, fig. 7, pour le Triton].)

L'examen direct des narines montre immédiatement que l'occlusion des conduits nasaux, chez la Salamandre, n'a pas la brusquerie observée chez les Anoures et prend un temps assez sérieux. Or, la contraction d'occlusion débute manifestement avec la secousse d'ouverture de la glotte : il se produit donc, au commencement de la phase d'expiration pulmonaire, une perte d'air appréciable, avant que l'occlusion des conduits nasaux ne soit complète. Nous retrouvons ici, plus prolongée et plus accentuée, la déperdition d'air que nous avons observée chez les Batraciens étudiés précédemment [1].

Je vais, pour faciliter la description des pages suivantes, traiter immédiatement de la réouverture des narines. Elle débute après la fin de la constriction buccale de réinspiration et la fermeture de la glotte, de sorte qu'il n'y a pas ici, pas plus que chez la Grenouille, de perte d'air à la fin de la ventilation pulmonaire. La manœuvre de la réouverture des narines est beaucoup plus lente que la fermeture, de telle sorte que la perméabilité des conduits nasaux ne revient que tardivement à son état normal; avec ce retard est en rapport, je pense, le fait que la première oscillation du plancher buccal qui suit la manœuvre pulmonaire (fig. 1) ne comporte pas, sur divers graphiques, de ventilation et reste conséquemment à un niveau très bas.

De la manœuvre de réinspiration, il n'y a rien de particulier à signaler. L'instant de fermeture de la glotte, qui est intéressant à connaître, a été établi par l'inscription simultanée des balancements du plancher buccal et des mouvements d'un point des flancs.

---

[1] Il n'y a pas d'indication, chez la Salamandre, de l'intervention d'une occlusion des choanes. L'examen de l'intérieur de la bouche, il est vrai, ne montre pas l'impossibilité d'une application de la langue contre les orifices internes des conduits nasaux; mais lors de la respiration aérienne, le plancher buccal se maintient à un niveau trop bas pour permettre semblable occlusion.

Il m'a paru pratiquement impossible d'immobiliser, dans les circonstances ordinaires, une Salamandre actionnant deux leviers inscrivant simultanément; il m'a fallu anesthésier préalablement le sujet par l'éther et prendre les inscriptions pendant la période qui précède immédiatement le moment où l'animal, couché d'abord sur le dos, cherche à se redresser. Dans ces conditions, la respiration bucco-pharyngienne se montre fort réduite; mais les manœuvres de ventilation pulmonaire restent normales : on peut s'en convaincre par la comparaison de la figure 5 avec les figures 1 et 2, où l'inscription s'est faite, chez un sujet non anesthésié, en position normale, au moyen d'un étrier passant sous la tête (1).

Fig. 5. — Salamandre tachetée. Inscription simultanée, chez un sujet anesthésié des balancements du plancher buccal (tracé inférieur, h × par 5) et des mouvements des flancs (tracé supérieur, ordonnées inversées × par 9); vitesse : 6 1/2 millimètres par seconde.

La considération du graphique supérieur de la figure 5 permet de situer le moment de la fermeture de la glotte. Le tracé de la pression pulmonaire (inversé par les conditions d'expérience!) indique, entre les deux premiers repères, une hausse correspondant au recul du larynx de la phase aspiratoire; puis la chute d'expiration, suivie du relèvement de la réinspiration. Et, aux environs du repère 3, l'inflexion brusque du tracé démontre que les poumons cessent brusquement d'être en communication avec la cavité bucco-pharyngienne : c'est l'ins-

(1) Dans cette position, les balancements verticaux se trouvent inversés sur les graphiques : pour la facilité du lecteur, je les ai retournés, ce qui entraîne la nécessité de les lire de droite à gauche.

tant de la fermeture de la glotte. Il se place, montre le repère 3, à la fin du relèvement du plancher buccal, comme je l'ai annoncé ci-dessus.

Un phénomène constant, accessoire si l'on veut, est la faible diminution de la pression pulmonaire qui suit immédiatement cette fermeture de la glotte : elle est probablement la traduction d'un fait analogue à celui qui a été constaté nettement chez la Grenouille. Le tracé inférieur de la figure 5 de ma première note montre (en *C*) le relâchement du tonus musculaire des poumons après un gonflement de réinspiration chez la Grenouille. Tout indique qu'un phénomène analogue se passe chez les Salamandres, qui se traduit par un allongement des poumons, un déplacement de l'air vers l'arrière et un affaissement corrélatif de la région antérieure, gonflée la première. Ce détail du tracé de la figure 5 est le signe inscrit du fait observable chez un sujet dont un poumon est mis à nu, de l'allongement et du raccourcissement de l'organe selon son état de réplétion.

Au cours de mes expériences sur des Salamandres anesthésiées, j'ai eu l'occasion d'inscrire, de temps à autre, pendant la période d'immobilité, des manœuvres de ventilation pulmonaire ne comportant qu'une expiration suivie d'une réinspiration, comme j'en ai signalé chez le Pélobate. Les narines étant fermées, le tracé du plancher buccal se trouve être exactement l'inverse du tracé du mouvement des flancs, et l'on a inscrit de la sorte un va-et-vient d'une certaine quantité d'air pulmonaire (fig. 6).

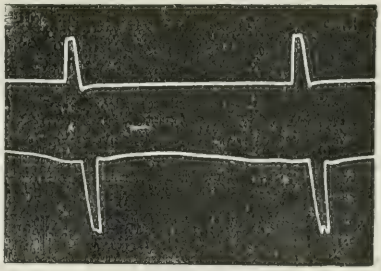


Fig. 6. — Salamandre tachetée. Brassage bucco-pulmonaire : le tracé supérieur correspondant aux mouvements des flancs; le tracé inférieur, aux balancements du plancher buccal.

Dans un autre cas, j'ai constaté, vers la fin de la période

d'immobilité et quelque temps après que l'animal refusait de rester couché sur le dos, des manœuvres analogues, que reproduit la figure 7. Elles diffèrent du type précédent, en ce que la

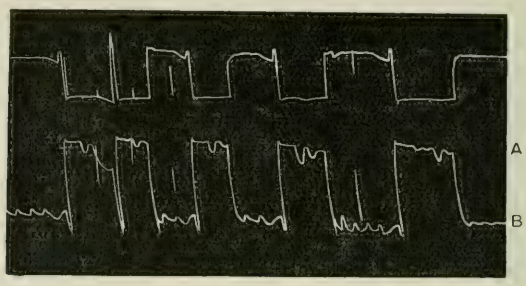


Fig. 7. — Salamandre anesthésiée. Inscription simultanée des balancements du plancher buccal (tracé inférieur, h. × par 10/3) et des mouvements des flancs (tracé supérieur, ordonnées inversées × par 6); vitesse : 2 $^1/_2$ millimètres par seconde.

Réduction aux deux tiers du graphique original.

réinspiration ne suivait pas immédiatement l'expiration pulmonaire et que des balancements du plancher buccal se produisaient, pendant un temps plus ou moins long, avant le refoulement de l'air vers les poumons; les balancements s'établissaient ainsi à deux niveaux : le niveau normal (A) et un niveau très bas (B), analogue à celui qu'atteint le plancher lors de l'aspiration. On remarquait qu'à cette occasion, les narines étant fermées de manière continue, les balancements du plancher buccal s'accompagnaient d'un mouvement analogue des yeux sous l'influence des changements de la pression buccale.

En résumé, abstraction de détails secondaires ou accessoires, les mouvements respiratoires observés chez les Salamandres se caractérisent par la présence constante d'une manœuvre « aspiratoire », qui augmente considérablement la capacité buccopharyngienne avant l'ouverture de la glotte et qui accroît aussi

de beaucoup la quantité d'air qui sera refoulée dans les poumons lors de la réinspiration. Ce volume considérable de la réinspiration compense la perte d'air qui se produit au moment de l'ouverture de la glotte, en raison du retard de l'occlusion nasale. Elle est en fait la compensation, dans le domaine physiologique, du mécanisme anatomique de l'occlusion nasale, assurée par des muscles faibles et à contraction lente.

Cette inertie considérable n'empêche cependant pas que le délai entre l'ouverture de la glotte et la fermeture des narines ne puisse varier et régler partiellement, au même titre que chez les Anoures, le gain ou la perte que subit le volume de l'air pulmonaire à chaque manœuvre de ventilation. Je n'ai pu m'en assurer directement par l'inscription des mouvements des flancs, les individus non anesthésiés ne se prêtant pas à semblable expérience. Mais le graphique 2 démontre indirectement des variations périodiques du contenu pulmonaire, par les différences qui s'observent dans les dépressions correspondant aux expirations pulmonaires successives.

B. — Les mouvements respiratoires chez les Tritons.

Les mouvements de la respiration aérienne chez les Tritons se comprennent mieux lorsqu'on prend comme point de départ, pour ces Amphibiens qui vivent à l'état adulte autant dans l'eau que dans l'air, les manœuvres de leur respiration aquatique [1].

Chez l'animal immergé, on voit se produire périodiquement des balancements, de faible amplitude, du plancher buccal : ils surviennent toutes les deux ou trois secondes chez un Triton s'agitant constamment dans un récipient où il se trouve un peu à l'étroit; ils se produisent une ou deux fois par minute chez le même animal non excité et tranquille.

---

[1] J'ai étudié *Triton cristatus* Laur., *T. marmoratus* Latr., *T. punctatus* Daud.

On voit le plancher buccal, partant d'une position d'équilibre d'éterminée par le plan de la mandibule et la partie avancée du sternum, se soulever brusquement : c'est un mouvement d'expiration actif, expulsant de l'eau par les narines et par la bouche. La bouche s'ouvre par un abaissement passif de la mandibule : c'est l'onde liquide, foulée par la contraction de la partie postérieure du plancher buccal, qui abaisse la partie antérieure de ce plancher et son cadre. Les narines restent ouvertes, de façon invariable, pendant toute la durée de l'immersion.

Puis le plancher buccal revient, beaucoup plus lentement, à sa position initiale, d'un mouvement qui paraît passif : il en résulte une inspiration d'eau, par les narines seulement, car la bouche s'est fermée dès la fin de l'expiration.

La phase inspiratoire dure quatre à cinq fois autant que l'expiration et est suivie d'une pause très longue.

Ces manœuvres de respiration aquatique, purement buccopharyngienne, constituent la persistance des premiers mouvements buccaux tels qu'ils ont apparu chez la larve encore munie de branchies externes. Entre ce premier stade, décrit par mon condisciple Van de Velde [1], et l'état adulte, il s'est intercalé la disparition des fentes branchiales, sans que la manœuvre soit altérée dans son allure générale.

Les Tritons séjournant dans l'eau viennent de temps en temps, à intervalles extrêmement variables, happer de l'air à la surface. Je parlerai de cette manœuvre à la fin du chapitre, quand j'aurai décrit les mouvements de la respiration aérienne.

La respiration buccale et cutanée m'a paru suffire pendant de très longues périodes à mes exemplaires de *Triton cristatus* et *T. marmoratus;* ils viennent rarement à la surface. Par contre, mes exemplaires de *T. punctatus* cherchent obstinément, après

---

[1] J. Van de Velde, *Observations sur la respiration des larves d'Amphibiens.* (Mémoires in-8° de l'Académie royale de Belgique, 1923.)

la période de reproduction, à sortir de l'eau et à grimper sur les objets émergés.

Lorsque le Triton passe à la respiration aérienne, une forte expiration d'air pulmonaire expulse l'eau de la cavité buccale par la bouche et les narines, et l'appareil bucco-pharyngien se trouve immédiatement prêt pour une ventilation aérienne de la cavité buccale.

*
* *

Les balancements du plancher buccal correspondant à la respiration bucco-pharyngienne aérienne sont très rapides : de l'ordre de 130 par minute; ce rythme ainsi que l'amplitude des oscillations sont très variables, avec des périodicités diverses, comme chez les autres Amphibiens considérés.

De temps en temps, à des intervalles qui varient surtout avec l'excitation du sujet observé, se présentent des manœuvres isolées de ventilation pulmonaire. Les Tritons de grande taille, comme le Triton crêté, ne se prêtent pas à l'immobilisation requise pour des inscriptions analogues à celles que j'ai prises chez les divers Amphibiens; j'ai donc été obligée de noter par l'examen direct les phases des manœuvres respiratoires; l'habitude acquise, dans l'étude d'autres formes, par la comparaison des graphiques avec les données de l'observation directe, me permet de considérer la description suivante comme exacte dans ses traits essentiels. D'ailleurs, j'ai pris des graphiques des mouvements du plancher buccal chez le Triton crêté, mais après anesthésie modérée par l'éther : ces graphiques, dont on a un exemple figure 10, tout en présentant des caractères anormaux que je m'explique, ont pu être utilisés comme contrôle, pour l'établissement du schéma ci-après.

Chaque manœuvre de ventilation pulmonaire débute, comme chez la Salamandre, par une aspiration buccale très longue, précédée elle-même d'un ralentissement et même d'un arrêt des

oscillations buccales. Mais cette aspiration buccale est encore beaucoup plus ample que chez les Salamandres : la figure 8 donne, par une vue de profil, une idée de l'accroissement que prend alors la capacité bucco-pharyngienne, surtout dans sa région postérieure. Et, comme je l'ai rendu sur le schéma de la figure 9, le mouvement d'affaissement, après ralentissement, est suivi d'une pause extraordinairement longue (*2-3*), durant laquelle la silhouette du Triton garde une forme surprenante.

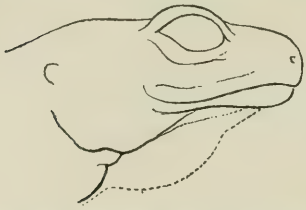


Fig. 8. — Tête de *Triton cristatus* de profil. Indication de la position du plancher buccal en expiration (ventilation buccale), en inspiration, et au maximum de l'aspiration.

Puis, annoncés par un claquement très net, surviennent (*3*) l'ouverture de la glotte et un abaissement brusque et relative-

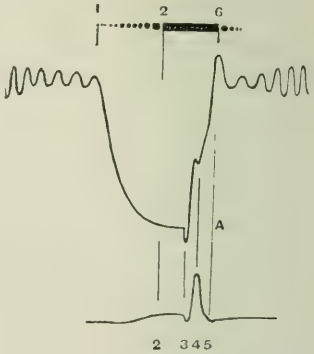


Fig. 9. — *Triton cristatus.* Diagramme des mouvements du plancher buccal (graphique linéaire principal), du jeu des narines (ligne supérieure) et de la pression pulmonaire (ligne inférieure).

1, commencement de l'aspiration et de la fermeture des narines ;
2, achèvement de la fermeture des narines ;
3, ouverture de la glotte ;
4, ouverture de la bouche ;
5, fermeture de la glotte ;
6, début de l'ouverture des narines.

ment peu accentué du plancher buccal. C'est l'expiration pulmonaire, qui est suivie immédiatement d'un relèvement rapide du plancher buccal ; et celui-ci, fait qui m'a frappée, atteint finalement un niveau bien supérieur aux sommets des balancements de ventilation buccale ; puis, il revient d'un mouvement ralenti au niveau où s'établissent les oscillations buccales. Celles-ci, à leur tour, recommencent d'abord plus lentes et moins amples avant de reprendre leur allure ordinaire.

La manœuvre de fermeture des narines est remarquablement

lente. On peut constater, sur le sujet normal, qu'elle commence dès le début de la phase d'aspiration et se trouve achevée au moment où le plancher buccal atteint son maximum d'abaissement : le rétrécissement des conduits nasaux a contribué probablement pour une part à ralentir le mouvement de descente du plancher buccal, et, très naturellement, l'occlusion des narines coïncide avec la fin de l'expansion de la cavité bucco-pharyngienne (*2*). Mais l'expansion maximale de celle-ci persiste pendant un temps très appréciable (*2-3*) avant que la glotte s'ouvre : les conduits nasaux sont donc fermés au moment de l'expiration pulmonaire et, fait nouveau et indiscutable, il n'y a pas de perte d'air au début de la ventilation pulmonaire, comme chez tous les Amphibiens que j'ai étudiés antérieurement.

J'ai rendu conventionnellement sur le diagramme (ligne supérieure) la marche de l'occlusion des narines; le même tracé indique que l'ouverture, par l'action des muscles dilatateurs, débute un peu après que le plancher buccal a atteint son relèvement maximal (*6*) et s'achève au cours des premiers balancements de la ventilation buccale : c'est probablement la perméabilité incomplète des conduits nasaux qui diminue la rapidité et l'amplitude de ces premiers mouvements.

Le fait nouveau de la conservation de tout l'air pulmonaire expiré suscite immédiatement la remarque que, si un autre facteur n'intervient pas, la réinspiration va nécessairement augmenter le contenu des poumons. Pour peu, en effet, que la fermeture de la glotte corresponde, dans la phase de réinspiration, à une position du plancher buccal supérieur au niveau *A* de l'aspiration, il y aura refoulement dans les poumons d'une quantité d'air plus grande que celle de l'air expiré. Et la répétition des manœuvres de ventilation pulmonaire conduira à un gonflement croissant et indéfini des poumons.

L'examen direct ne permet pas de fixer le moment de la fermeture de la glotte : mes exemplaires de Tritons auxquels je

maintenais la bouche ouverte se débattaient sans répit et n'effectuaient plus de manœuvres respiratoires. L'inscription simultanée des mouvements des flancs et des balancements buccaux ne peut se faire que chez un sujet immobilisé par une demi-anesthésie, pendant le laps de temps qu'il reste couché sur le dos. Il faut considérer que, dans ces conditions, les mouvements respiratoires sont quelque peu anormaux : les balancements de la respiration bucco-pharyngienne, d'amplitude médiocre, sont restreints à la région antérieure du plancher; d'autre part, les manœuvres d'aspiration sont beaucoup moins considérables que dans l'état normal, et l'expiration pulmonaire

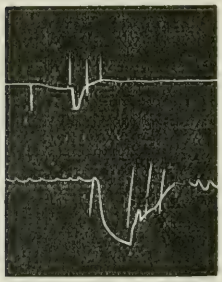


Fig. 10. — *Triton cristatus*, immobilisé par une anesthésie modérée, couché sur le dos. Tracé supérieur : mouvements d'un point de la paroi ventrale (ordonnées inversées × par 9); tracé inférieur, mouvements du plancher buccal (× par 5); vitesse : $2\frac{1}{2}$ millimètres par seconde.

se marque à peine sur le tracé du plancher buccal (fig. 10), en raison probablement de la presque vacuité des poumons [1].

Malgré ces anomalies faciles à expliquer, on voit que, dans les conditions de l'expérience, la fermeture de la glotte — accomplie aux environs du dernier repère du graphique (fig. 10) — survient à un moment assez tardif de la réinspiration affaiblie.

La solution de l'énigme était restée incompréhensible pour moi, jusqu'au moment où, cherchant plus attentivement et

[1] Souvent encore une manœuvre d'abaissement et de relèvement de la tête altère le tracé des mouvements respiratoires (fig. 12); la profondeur de la courbe d'aspiration est augmentée par l'abaissement de la tête; et le redressement de celle-ci, survenant au moment de la réinspiration, interfère avec la remonte du plancher.

examinant de face un sujet à lèvres humectées, j'ai vu se former au bout du museau une bulle gazeuse, qui trahissait l'échappement du contenu buccal. Et, en effet, la mandibule s'abaisse au cours de la phase de réinspiration et laisse échapper, par un entrebâillement de la bouche, une certaine quantité d'air.

Or, cet abaissement de la mandibule, qui interfère avec le relèvement du plancher buccal, se marque sur le tracé des mouvements de ce plancher par un crochet de la courbe de réinspiration (*4* du diagramme; fig. 10, 11, 12). Et l'échappement d'air observé à l'état normal se lit sur le tracé supérieur de la figure 10, que j'ai reporté, redressé, sur le diagramme. Après un léger relèvement de la pression pulmonaire, dû au retrait du larynx lors de l'aspiration ([1]), vient une hausse de refoulement, qui s'arrête en *4*, au moment de l'ouverture de la bouche, pour passer brusquement à une chute, traduction de l'échappement d'air pulmonaire par la bouche.

Et ainsi, c'est la mandibule qui constitue la soupape de sûreté de la pompe foulante et dont l'abaissement, entr'ouvrant la bouche, assure l'échappement de l'air en excès. C'est la répétition de la manœuvre que nous venons de constater dans la respiration aquatique : je considère donc cet affaissement comme passif, fonctionnant automatiquement, dès que la pression intrapulmonaire atteint une hauteur déterminée par le tonus des muscles releveurs de la mandibule. Lorsque la glotte est fermée, — si elle se ferme avant la fin de la constriction buccale, — le même mécanisme donne à l'air buccal comprimé une issue qu'il ne trouve pas par les conduits nasaux encore fermés.

([1]) Il n'y a pas d'affaissement expiratoire visible sur les graphiques que j'ai pris jusqu'à présent des mouvements des flancs, parce que le levier enregistreur ne peut pas pratiquement s'attacher, chez un sujet anesthésié, dont les parois abdominales sont flasques, à un point du corps qui les décèle; le crochet indiqué en 3 sur le diagramme traduit l'observation directe du sujet normal.

L'écart entre le moment de l'ouverture de la bouche et l'instant de la fermeture de la glotte me paraît variable. Je l'ai situé sur le diagramme en 5, d'après les repères du graphique 10, par exemple, après le moment de l'ouverture de la bouche. Et, dans ce cas, le tracé des flancs décèle, dans la partie droite, un niveau plus bas que dans la partie gauche, c'est-à-dire une diminution du contenu pulmonaire. Dans le cas de la figure 12, l'instant de la fermeture de la glotte (situé au troisième repère du tracé supérieur) vient notablement avant l'ouverture de la bouche (quatrième repère du tracé inférieur). Et là, le tracé supérieur démontre qu'il n'y a pas eu échappement d'air pulmonaire après la réinspiration et aussi qu'il y a eu gonflement des poumons. Le cas de la figure 11 est intermédiaire entre les deux précédents ; l'échappement laisse un gain final.

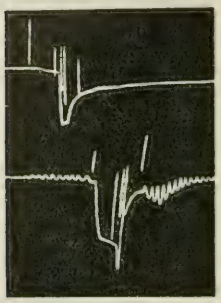


Fig. 11. — Graphique analogue; mais les ordonnées du tracé supérieur sont multipliées par 14.

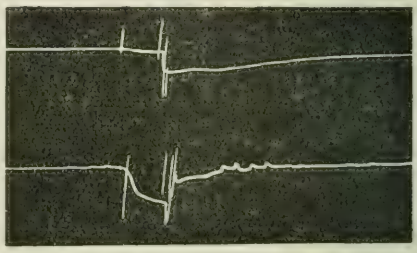


Fig. 12. — Graphique pris dans des conditions analogues; gonflement des flancs.

Il y a donc, en cette phase de ventilation pulmonaire, chez les Tritons, des interférences compliquées entre deux mécanismes probablement fort simples : la mandibule s'abaissant passivement par la pression intrabuccale et le moment de l'ouverture de la glotte, qui, si je ne me trompe, est un réflexe commandé par la pression intrapulmonaire. Il y a là un point délicat à éclaircir, fort intéressant, mais qui ne peut se traiter avec des sujets anesthésiés, et que je ne pourrai aborder que plus tard, au moyen d'appareils nouveaux.

Nous venons d'établir qu'il peut se produire chez les Tritons, à *deux* reprises, au cours d'une même manœuvre de ventilation pulmonaire, un échappement d'air des poumons : tout d'abord au moment de l'ouverture de la glotte (*3*), comme chez les autres Amphibiens; ensuite, dans beaucoup de cas, vers le milieu de la réinspiration (*4-5*), quand la bouche s'ouvre avant la réocclusion de la glotte. Nous constatons donc deux « expirations » pulmonaires, séparées par une inspiration, au cours de la même manœuvre; caractère nouveau qui donne à cette ventilation pulmonaire, chez les Tritons, une physionomie tout autre que chez les Anoures ou les Salamandres.

Et cependant, il n'y a dans cette différence rien d'essentiel au point de vue du mécanisme fondamental. A considérer les choses de près, on voit qu'elle résulte uniquement du retard, chez les Tritons, de l'ouverture de la glotte, qui supprime la possibilité, au début de l'expiration pulmonaire, d'une expulsion d'air en excès et qui entraîne, comme conséquence lointaine, à la fin de la réinspiration, une pression suffisante pour abaisser la mandibule.

On peut donc faire dériver directement, par une acquisition élémentaire, résultant probablement de l'évolution de la musculature du larynx, le mécanisme de la ventilation pulmonaire des Salamandres de celui que je viens d'établir chez les Tritons. Mais je me contente, dans la présente note, d'exposer les faits constatés, remettant à plus tard la discussion générale de l'évolution des mouvements respiratoires dans le groupe des Amphibiens.

Il m'a paru intéressant d'examiner, chez mes Tritons, le passage de la respiration aérienne à la respiration aquatique, quand ces animaux retournaient à l'eau.

Une expérience préparatoire m'a montré que si l'on mouille les narines d'un Triton aérien, on observe leur fermeture et l'arrêt immédiat du plancher buccal. C'est là un réflexe bien connu chez la Grenouille.

On peut admettre qu'il se produit lors de la rentrée du Triton dans l'eau, fait qu'il est difficile de contrôler directement. Quoi qu'il en soit, cette occlusion des narines ne persiste pas longtemps.

Lors de la réimmersion, le Triton expulse à trois ou quatre reprises des bulles d'air par la bouche : c'est de l'air buccal, et le plancher de la cavité buccale s'applique de plus en plus contre le palais. Après cette expiration en plusieurs étapes, l'animal peut reprendre le mode respiratoire aquatique décrit au commencement du chapitre. Dans un cas bien observé, j'ai pu voir un mouvement d'expiration buccale violent prendre la signification d'une manœuvre de réinspiration : sans qu'il y eût perte d'air par la bouche ou les narines, de l'air buccal était foulé dans les poumons, avec gonflement visible des flancs; c'était là un autre mode, possible sinon ordinaire, d'expulsion de l'air buccal [1].

Tout naturaliste sait que les Tritons vivant sous l'eau viennent de temps en temps happer de l'air à la surface. La manœuvre, qui n'a jamais été décrite, est difficile à observer : on peut en constater cependant que le happement d'air, analogue à une « aspiration » rapide, se fait par la bouche et que, à la descente, l'animal lâche par la bouche une ou plusieurs bulles d'air. Ce que nous avons dit précédemment permet de reconstituer rationnellement les phases de cette manœuvre. Le Triton remontant vers la surface expulse par un relèvement maximal du plancher buccal l'eau contenue dans la bouche; dès que le museau émerge, un mouvement d'aspiration introduit dans la cavité buccale une quantité d'air plus ou moins grande, selon la durée de l'émersion; puis, il faut admettre que les narines se ferment et qu'il

---

[1] Une excitation (attouchement ou cause inconnue) détermine souvent, chez le Triton *immergé,* une expulsion d'air pulmonaire par la bouche. Observé une fois, en saisissant l'animal, un cri glottique suivi immédiatement d'une perte d'air par la bouche. Les narines sont ouvertes, mais l'air sort par la bouche uniquement, en raison probablement de l'obstacle opposé par l'eau qui remplit les conduits nasaux.

se produit une manœuvre analogue à une ventilation pulmonaire, avec ouverture de la glotte et réinspiration, en une ou plusieurs phases, qui s'accompagne ordinairement d'échappement d'air par la bouche entr'ouverte.

C'est évidemment ce happement d'air à la surface, par un animal principalement aquatique, le mode initial de respiration aérienne, qui a imprimé aux phases de la respiration aérienne des Tritons ces caractères particuliers, qui surprennent quand on en entreprend l'étude, comme je l'ai fait en partant des formes plus spécialisées. A la nécessité de prendre une quantité d'air importante, correspondent l'amplitude et la durée de l'aspiration buccale : l'air expiré par les poumons se mélange ainsi à un volume relativement grand d'air nouveau, et peu importe qu'il s'échappe ensuite une forte proportion de ce mélange, la teneur en oxygène est fonction du volume préalablement aspiré.

Et ce mode est aussi, phylogénétiquement, le mode le plus ancien du phylum des Urodèles; je chercherai plus tard comment on peut y rattacher les modes les plus évolués de respiration aérienne que nous constatons dans les diverses lignées des Amphibiens.

Bruxelles. — Imprimerie M. Hayez, rue de Louvain, 112.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

Extrait des *Bulletins de la Classe des Sciences*. Séance du 5 janvier 1924, nos 1-3, pp. 31-47

Zoologie. — Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens

(*quatrième note*),

par Laure WILLEM, docteur en sciences [1].

A. — Les mouvements respiratoires chez Ceratophrys.

Je viens d'avoir l'occasion d'étudier les mouvements respiratoires de *Ceratophrys* : grâce à l'intervention de M. G.-A. Boulenger, j'ai obtenu de M. C. de Witte, de Bruxelles, communication gracieuse de deux beaux exemplaires de *Ceratophrys ornata*; je remercie mes correspondants de leur obligeance.

I. *Forme et rythme des mouvements respiratoires*. — Chez cette forme d'Anoure, les balancements respiratoires du plancher

Fig. 1. — *Ceratophrys calcarata*. Schéma du plancher buccal, vu ventralement.

s, moitié droite du sac vocal, figurée après l'enlèvement de la peau qui la recouvre : on voit par transparence l'orifice de communication avec la bouche et le pli de l'entonnoir musculaire qui y aboutit.

h, plaque hyoïdienne : parties ossifiées en grisé; en avant, pointe cartilagineuse de l'omosternum et insertion antérieure des muscles coraco-radiaux.

l, cartilage du larynx.

buccal se marquent peu extérieurement, sur la ligne médiane, en raison de la brièveté de l'espace compris entre le menton et la saillie antérieure du sternum. Mais la considération des parties

[1] Présenté par MM. Pelseneer et Willem.

latérales du plancher, comprises entre cette saillie et les commissures de la bouche, fait ressortir que les balancements verticaux se composent avec des mouvements horizontaux très amples du larynx.

L'existence de ces mouvements horizontaux pourrait se prévoir d'ailleurs de la considération des graphiques des mouvement de flancs : malgré le volume énorme des poumons, qui tend à atténuer la répercussion des déplacements du larynx sur la pression pulmonaire, l'influence de ces déplacements se marque fortement sur les balancements des flancs. Ainsi, la figure 2 ci-contre, où leur tracé est inversé [1], montre, sur la seconde

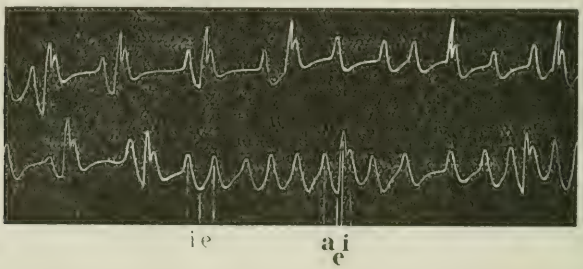


Fig. 2. — Tracé des mouvements des flancs (inversé). Vitesse : 4 millimètres par seconde.

i, *e*, inspiration et expiration d'une manœuvre de ventilation buccale;
a, *e*, *i*, aspiration, expiration et inspiration d'une manœuvre de ventilation pulmonaire.

ligne, en *i*, *e*, par exemple, des oscillations très fortes correspondant aux expirations et aux inspirations de la ventilation buccale. On constate aussi, sur le même graphique, que la protraction du larynx accompagnant l'expiration buccale peut s'allonger et devenir diphasique; j'ai exposé, à propos du Pélobate, qu'il s'agit là probablement d'un mouvement de bascule du larynx. Dans ce cas-ci, le respect de mes exemplaires

[1] Une descente du stylet correspond à un gonflement des flancs et inversement.

ne m'a pas permis de vérifier, par une vivisection, le bien-fondé de cette manière de voir.

En *a*, *c*, *i*, sur l'inscription d'une manœuvre de ventilation pulmonaire, on constate aussi que l'accroissement de la pression pulmonaire, lors de la réinspiration, est interrompu, comme chez le Pélobate [1], par une forte protraction du larynx.

Enfin, l'examen de certaines courbes d'inspiration buccale (ligne 1, surtout) montre que la manœuvre de ventilation pulmonaire est souvent précédée d'une aspiration, c'est-à-dire d'une inspiration buccale amplifiée.

Les habitudes fouisseuses des Ceratophrys et le volume énorme de leurs poumons tendent à les faire rapprocher des Pélobates. Mes deux sujets, cependant, qui s'enfoncent aussi profondément que possible dans le sable humide de leur terrarium, refusent de s'enfouir dans la boue de sable où se complaisent mes Pélobates.

Ils semblent aussi moins adaptés que les Pélobates à une suspension prolongée de la respiration pulmonaire. Je n'ai jamais observé, chez les Ceratophrys à découvert, d'interruption des mouvements respiratoires, buccaux ou pulmonaires, plus prolongée que chez une Grenouille ou un Crapaud. Même recouvert d'un centimètre ou deux de sable ou de poussière de tourbe, Ceratophrys cherche immédiatement à ouvrir ses narines et à respirer. Tout me porte à croire que, enfoui dans le sol, où il reste pendant des journées entières après avoir mangé, il continue à recevoir de l'air par les fissures du dôme qui le recouvre. En ce point, Ceratophrys m'a paru se rapprocher plutôt d'un autre fouisseur, le Calamite.

Le sujet femelle dont je disposais pouvait être amené à interrompre pendant environ une demi-heure les manœuvres de la

(2) Deuxième note, p. 241.

respiration ordinaire : pour cela, il fallait, quand il était enfoui depuis un certain temps, le découvrir partiellement avec précaution et lui maintenir appliquée sur les narines une chape de sable mouillé : cette fermeture des narines amène la cessation des mouvements respiratoires. Mais après quelques minutes apparaissent des manœuvres d'échange d'air entre les poumons et la cavité buccale, un brassage comportant chaque fois une expiration brusque dans la cavité bucco-pharyngienne, suivie d'un refoulement immédiat vers les poumons, que j'ai décrit déjà chez le Pélobate [1]. On voit, après cette réinspiration, le plancher buccal revenir, d'un affaissement plus lent, à sa position d'équilibre. La figure 3 ci-contre donne une inscription,

Fig. 3. — *Ceratophrys*. Graphique des mouvements des flancs (inversé); vitesse : 3 $^1/_2$ millimètres par seconde.

Brassages pulmonaires, par échange avec la cavité buccale.

inversée, des mouvements des flancs pendant ces manœuvres; elle indique en outre la persistance, entre les brassages, de très faibles oscillations rythmées du larynx, atténuation des balancements originaires de la respiration buccale. Le rythme de ces brassages périodiques s'accélère insensiblement, jusqu'à environ 80 par minute. D'ailleurs, après un quart d'heure, l'animal, d'un mouvement des pattes, dégage ses flancs, dont les battements tendent à devenir plus amples; puis, après 25 minutes, il se dégage complètement de son trou, et bientôt il écarte de la main le sable qui ferme ses narines, pour reprendre les mouvements respiratoires ordinaires.

[1] Cf. deuxième note, p. 229.

II. *Expirations particulières; cris.* — Agacés, par exemple, par un attouchement des régions dorsales, mes deux échantillons émettaient une sorte de plainte, de gémissement prolongé, formé d'un son long, suivi d'un son plus aigu, qui est immédiatement coupé net : le plus petit, un mâle, fait généralement ōū...ĭ et le plus grand, une femelle, profère ōō...ŏ.

L'expiration pulmonaire, vraisemblablement modulée par une constriction du larynx, est active; elle s'accompagne d'un abaissement passif du plancher buccal et d'un échappement sérieux d'air par les narines ouvertes. A la fin, les narines se ferment brusquement; et une constriction buccale immédiate, qui se traduit extérieurement par un relèvement du plancher, refoule une certaine quantité d'air dans les poumons. Il faut ordinairement une seconde inspiration pulmonaire, précédée d'une aspiration buccale, avant qu'une autre émission de son se produise.

Parfois, après des excitations répétées, que je n'ai pas voulu pousser très loin, l'expiration pulmonaire peut devenir à la fois plus forte et plus brève, avec ouverture de la bouche. Elle donne lieu à l'émission d'un son plus court, qui tend vers une sorte d'aboiement.

Cet aboiement est l'équivalent du miaulement que des physiologistes ont signalé très exceptionnellement chez des Grenouilles violemment excitées, notamment par section de la moelle allongée. Mais ce cri peut s'observer dans des circonstances plus normales. J'ai vu une Grenouille verte, femelle, qui avait été la veille à demi asphyxiée par submersion, réagir de la sorte à chaque excitation, comme le pincement d'une patte, l'attouchement du dos, le contact avec une autre Grenouille et même, après que la sensibilité du sujet avait été augmentée par des excitations répétées, par la simple perception visuelle d'un mouvement de l'observateur. Un cri du même genre est signalé chez le Pélobate par G.-A. Boulenger [1].

---

[1] G.-A. Boulenger, Tailless Batracians of Europe, I, p. 200.

Je n'ai pas eu l'occasion d'observer le coassement chez cette espèce [1].

Je ne puis donc pas affirmer avec l'appui d'une preuve que, lors du coassement, les conduits nasaux ne sont pas fermés du côté interne, comme chez la Grenouille ou le Pélobate. Mais la structure de la bouche ne me paraît pas favorable à cette manière de penser. D'autre part, j'ai eu beau presser fortement les flancs de mes deux exemplaires pour en expulser l'air, — manœuvre qui détermine immédiatement chez le Pélobate, et souvent chez la Grenouille [2], l'occlusion des choanes par la langue, — je n'ai jamais obtenu qu'une fermeture des conduits nasaux par le jeu des valvules des narines, qui cessait dès l'abaissement forcé de la pointe du museau. J'incline à croire que, comme chez les Crapauds que j'étudierai plus loin, il n'y a pas d'occlusion choanale chez les Ceratophrys.

B. — Observations sur les Crapauds.

Mes observations ont porté sur le Crapaud commun et sur le Calamite, de préférence sur celui-ci, dont je possédais des exemplaires de plus grande taille. Je ne crois pas qu'il y ait de différence sérieuse dans les mouvements respiratoires de ces deux espèces.

I. *Oscillations buccales.* — Au premier examen d'un Crapaud, on remarque que les déformations du plancher buccal, qui en traduisent à l'extérieur les balancements, diffèrent notablement de celles que l'on observe chez les Grenouilles. L'absence d'épisternum, la minceur des téguments et du muscle sub-

(1) La dissection du plancher buccal, chez un mâle de petite taille, m'a montré l'existence d'un sac vocal double, communiquant avec la cavité buccale par deux orifices ovalaires, qui ne me paraissent pas susceptibles d'être fermés par un sphincter ou une valvule, comme chez les Rainettes ou le Calamite.

(2) Voir plus loin.

maxillaire laissent apparaître les mouvements de l'appareil hyoïdien, et ceux-ci paraissent plus amples que chez les Grenouilles. Le bord antérieur et les deux procès latéraux de cet hyoïde se distinguent très nettement dans la paroi du plancher de la bouche, et l'on voit la pièce hyoïdienne osciller en quelque

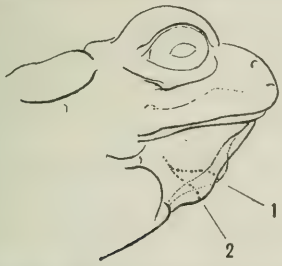


Fig. 4.$\frac{2}{3}$ — Tête de Calamite, de profil.

1, position du bord antérieur de l'hyoïde, en inspiration forte;
2, en aspiration.

sorte autour d'un point, qui se projette un peu derrière et au-dessous de la commissure labiale et occuper les positions indiquées sur la silhouette ci-dessus, pour des inspirations plus ou moins amples, dont la dernière est une « aspiration » précédant l'ouverture de la glotte. Toutes ces inspirations, faibles ou fortes, sont actives, tandis que chez les Grenouilles, les abaissements peu prononcés du plancher buccal, correspondant à la ventilation ordinaire, peuvent être, pour une grande part, le résultat de l'élasticité de l'épisternum relevé lors de l'expiration.

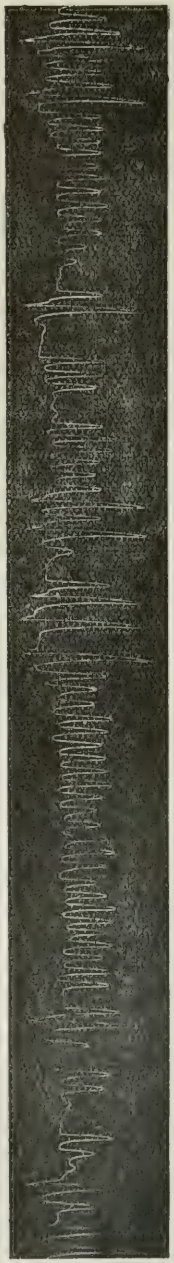


Fig. 5. — Crapaud commun. Graphique des mouvements du plancher buccal (hauteurs × 5 ½; vitesse : 3 ½ millimètres à la seconde).

La structure du plancher buccal des Crapauds, qui donne à son contour ventral une mobilité plus grande que chez les Grenouilles, imprime par le fait même aux graphiques des mouvements, une allure assez caractéristique, en ce sens que les amplitudes des oscillations verticales varient avec une rapidité curieuse (fig. 5).

Le même graphique montre que les manœuvres de ventilation pulmonaire sont souvent précédées d'une aspiration.

De plus, les déplacements horizontaux du larynx sont beaucoup moins importants que chez les Grenouilles ; c'est ainsi que, pour n'en citer qu'une manifestation inscrite sur mes graphiques, la répercussion de ces déplacements sur la pression pulmonaire et les mouvements des flancs, si sensible chez les Grenouilles, ne s'accuse chez le Crapaud commun, qui a fourni la figure 7, que par des oscillations de l'épaisseur du trait, imperceptibles sur la reproduction imprimée, malgré un grossissement de 9 ; or, le volume plus considérable des poumons des Crapauds n'explique cette différence que pour une faible part.

Il est aussi à remarquer que le rythme des balancements ordinaires (110 oscillations) par minute est notablement plus rapide que chez les Grenouilles, où il n'atteint que 80.

II. *Perte d'air par les narines et ventilation pulmonaire.* — Le Calamite, mieux que le Crapaud ou tout autre Anoure, en raison du volume de ses poumons, m'a fourni la démonstration immédiate d'un phénomène délicat, dont la mise en évidence chez les Grenouilles a nécessité des repérages minutieux, exécutés sur des graphiques compliqués [1] : la perte d'air par les narines, au moment de l'ouverture de la glotte, lors de la ventilation pulmonaire. On peut aisément, chez le Calamite,

[1] V. Willem, Les mouvements respiratoires de la Grenouille. *Archives néerlandaises de Physiologie de l'Homme et des Animaux*, t. III, 1919.

entendre le sifflement de l'air qui s'échappe alors des narines et mettre en évidence le courant au moyen d'un brin de coton lâchement suspendu en face de l'orifice d'une narine : le jet d'expulsion est dirigé non en avant, mais latéralement.

Dans des cas bien précis, quand l'animal, serré entre les doigts de l'observateur, ne peut augmenter le volume de ses flancs, il y a échappement d'air à chaque manœuvre de ventilation pulmonaire. Et même, dans certaines manœuvres comportant une forte réinspiration, précédée d'une aspiration, cet échappement est diphasique : la première phase correspondant au commencement de l'abaissement passif du plancher buccal, la seconde venant au début de son relèvement actif. Il ressort de ces constatations que l'occlusion des narines peut non seulement venir après l'ouverture de la glotte, mais se reculer même jusqu'au delà du début de la réinspiration ; dans ce dernier cas, l'échappement se produit en deux secousses, séparées par un ralentissement (1).

Par contre, lorsque la pression des doigts de l'opérateur se relâche et permet aux flancs vides de se regonfler, on ne perçoit pas de fuite d'air par les narines. On a par ces deux aspects la preuve immédiate que la valeur, positive ou négative, d'une manœuvre de ventilation pulmonaire dépend pour une part importante du retard éventuel, plus ou moins grand, de la fermeture des narines sur l'instant de l'ouverture de la glotte.

On sait qu'il y a chez les Grenouilles des manœuvres de ventilation pulmonaire qui constituent un gain, d'autres une perte pour le volume des poumons : Wedenski (2) a distingué des « einpumpende Bewegungen » et des « entleerende Bewegungen » ; et il a montré que ces mouvements se succèdent chez la Grenouille avec une certaine périodicité, déterminant des phases

(1) Il n'y a pas de perte d'air à la réouverture des narines.

(2) N. Wedenski, Ueber die Athmung des Frosches. *Pflüger's Archiv,* Bd XXV, 1881.

(alternantes) de gonflement et de dégonflement des poumons : une ventilation secondaire qui se superpose à celle qui résulte du mécanisme élémentaire.

Les Crapauds m'ont paru manifester ce jeu des poumons avec une intensité particulière : on voit chez un sujet, qui s'immobilise après un temps de marche, les flancs augmenter et diminuer de volume par courtes périodes de quelques manœuvres respiratoires. Le graphique de la figure 6 montre

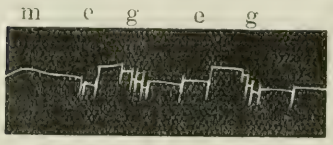


Fig. 6. — Crapaud commun.

Graphique des mouvements des flancs ; à lire de droite à gauche.

Ordonnées multipliées par 5 ; vitesse : 1 millimètre par seconde.

Gonflements (*g*) et dégonflements (*e*) périodiques ; *m*, mouvement de raccourcissement du corps, gonflant les ancs.

un cas de cette espèce, pour un Crapaud commun tapi dans une excavation de sable ; on y remarque même que l'augmentation de volume se fait régulièrement en plusieurs foulements, tandis que le dégonflement peut s'obtenir en une seule manœuvre. La figure 7 inscrit le même phénomène pendant un laps de temps beaucoup

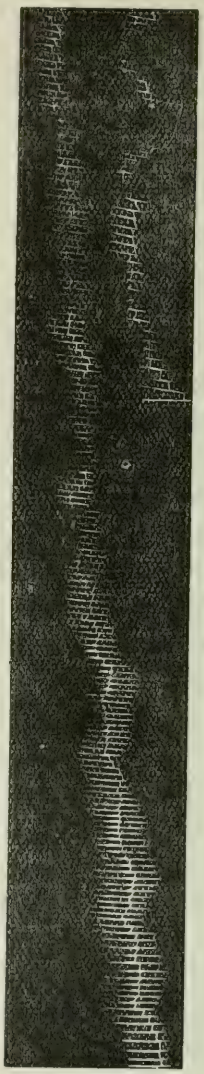


Fig. 7. — Crapaud commun anesthésié. Graphique des mouvements des flancs : ordonnées (inversées) multipliées par 9 ; vitesse : 1 millimètre par seconde.

Gonflements et dégonflements alternatifs des poumons ; affaissement général des flancs par diminution du tonus des muscles abdominaux.

En *c*, augmentation de ce tonus et hausse des flancs.

plus long, chez un sujet à demi anesthésié et en dyspnée pulmonaire; il s'y superpose un affaissement continu des flancs, dû au relâchement des muscles abdominaux, et une hausse provenant d'un relèvement du tonus de ces muscles.

Comme je l'ai dit plus haut, le Calamite, en raison de sa grande capacité pulmonaire relative (1), m'a montré de façon très démonstrative un des éléments de la régulation, périodiquement variable, du volume des poumons : la valeur de l'échappement d'air par les narines, au moment de l'ouverture de la glotte, échappement qui contrarie le gonflement dû à la réinspiration. L'observation d'un Crapaud peut aussi facilement convaincre qu'un autre élément de cette régulation réside dans l'amplitude de l'inspiration buccale qui précède le foulement d'air vers les poumons. C'est là la confirmation, facile à observer, des explications discutées par mon père au moyen de graphiques fournis par la Grenouille (2).

Le mécanisme de cette régulation, par l'interférence de manœuvres diverses, dépendant de réflexes compliqués, nécessiterait une étude difficile et longue, que je n'ai fait que commencer.

III. *Coassement du Crapaud commun.* — Un Crapaud mâle, vers l'époque de la reproduction, installé sur mon index gauche qu'il tient solidement agrippé, répond à diverses excitations, telle une pression sur les flancs, par le réflexe du coassement.

Il consiste en une courte série de « glouk », ordinairement 4 à 6, comportant chacun une expiration pulmonaire suivie immédiatement d'une réinspiration. Ce coassement diffère de celui de la Grenouille, dont chaque élément est un son pluriphasique ou prolongé : ici, l'expiration, très brusque et instantanée, donne un son explosif. Elle détermine l'abaissement du plancher

(1) Un exemplaire femelle, à poumons bien gonflés, pouvait lâcher, à la suite de la compression des flancs, 3 ½ centimètres cubes d'air.

(2) Mémoire cité, p. 341.

buccal, qui prend une forme bombée et s'accompagne d'une projection en secousse de la tête vers le haut; et le plancher buccal revient chaque fois à son niveau initial, ce qui constitue une différence sérieuse d'avec le coassement des Grenouilles, où le plancher buccal reste notablement abaissé pendant toute la série des éléments du coassement.

Tout comme chez la Grenouille, il n'y a pas de perte d'air pendant toutes ces manœuvres; on peut, par exemple, en provoquer des séries successives, sans qu'il y ait intercalation de mouvements respiratoires ni de dégonflement final des poumons. Le début de l'expiration est immédiatement précédé de la fermeture des narines, qui se rouvrent après la fin de chaque réinspiration, c'est-à-dire de chaque son élémentaire. Et l'on se convainc aisément, par l'observation directe d'un Crapaud, qu'il n'intervient pas de fermeture des choanes pendant le coassement : l'appareil hyoïdien, dont la position est facile à repérer, reste toujours éloigné du plafond de la bouche et ne prend jamais une inclinaison telle que son bord antérieur se rapproche des choanes.

C. — Signification de la fermeture des choanes chez certains Anoures.

Nous nous trouvons devant ce fait indiscutable que chez les Crapauds il n'y a pas de fermeture des choanes, même au moment du coassement. Et nous savons que semblable fermeture, inusitée pendant la respiration ordinaire, se présente généralement lors du coassement chez la Grenouille; nous avons constaté, d'autre part, qu'elle est normale chez le Pélobate, même pendant la respiration pulmonaire courante. Et la structure de l'appareil hyoïdien, chez ces trois formes [1],

[1] Je ne publie pas de dessins de mes dissections, parce qu'on peut en trouver d'excellentes représentations dans Boulenger, Tailless batrachians of Europe.

révèle des coïncidences curieuses : les Bufo n'ont pas de procès antérieurs à l'hyoïde; le Pélobate en possède d'énormes, larges et s'avançant très en avant [1]; les Grenouilles ont deux pointes moins importantes. Il y a là une coïncidence frappante, confirmant par des faits anatomiques le rôle attribué à ces saillies de l'hyoïde dans la fermeture des choanes.

Les faits qui précèdent m'ont naturellement amenée à étendre

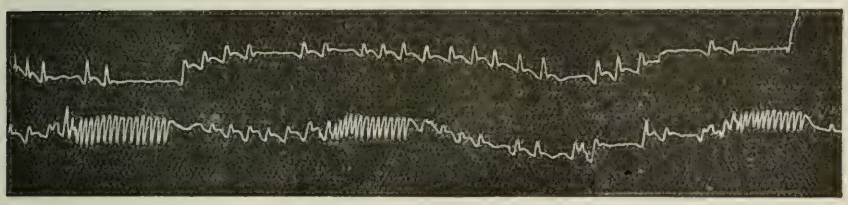


Fig. 8. — *Bombinator pachypus.* Tracé des mouvements des flancs. Les ordonnées, inversées, sont multipliées par 5; vitesse : 5 ½ millimètres par seconde.

Au tracé supérieur, des mouvements de ventilation pulmonaire nombreux, avec intercalation de périodes de ventilation buccale. (Analyse du tracé, en annexe.)

Au tracé inférieur, groupes de manœuvres analogues au coassement : 1, 2, après excitation; 3, spontanément.

aux Batraciens dont je disposais la recherche de la fermeture éventuelle des choanes.

a) Chez *Bombinator* (*pachypus* et *igneus*), les mouvements de la respiration pulmonaire s'accompagnent toujours du jeu ordinaire des orifices nasaux externes, assuré par le mécanisme de Gaupp.

Je ne suis point parvenue à obtenir de coassement sonore des Bombinator que j'élève depuis plus d'un an [2]. Mais j'ai

---

(1) Page 185, vol. I de l'ouvrage précédent.

(2) Les petites espèces d'Amphibiens, comme Bombinator et la Rainette, se prêtent peu à l'enregistrement, sans déformation, des mouvements respiratoires au moyen de leviers inscripteurs; je leur appliquerai, bientôt j'espère, une méthode photographique dont j'étudie la réalisation. En attendant, je publie (fig. 8) un graphique des mouvements des flancs, comportant des manœuvres de ventilation pulmonaire nombreuses, avec des intercalations de périodes de ventilation buccale simple.

L'agrandissement et l'analyse d'un tracé de ventilation pulmonaire (fig. 9) montrent qu'elle est précédée régulièrement d'une aspiration très marquée; la réinspiration n'est pas diphasique.

observé des manœuvres particulières, muettes, qui rappellent singulièrement le coassement des autres Anoures. Ces petits Batraciens sont mis facilement en état d'immobilisation réflexe par simple renversement sur le dos; dans cet état, où les mouvements respiratoires restent normaux, une excitation fait apparaître des séries de complexes expiration-inspiration pulmonaires, inscrits sur le graphique inférieur de la figure 8. Ce tracé est analogue à celui d'une série de coassements de Grenouille ou de Crapaud, malgré qu'il n'y ait pas de produc-

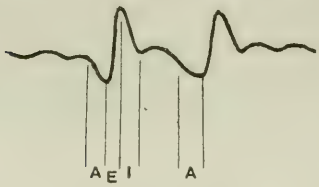


Fig. 9. — Analyse du tracé des mouvements des flancs (ligne supérieure de la figure 8).

a, aspiration; *e*, expiration; *i*, inspiration pulmonaire.

tion de son; les manœuvres se succèdent tellement rapidement qu'elles se traduisent surtout par une sorte de tremblottement du ventre, du plancher buccal, et même du museau et des yeux. Je ne me rends pas encore compte de la signification biologique de ces mouvements; mais ce qui importe pour le moment, c'est de savoir que, au cours de ces manœuvres analogues à des coassements, les orifices nasaux restent constamment fermés et qu'il n'y a pas d'occlusion des choanes.

Les Bombinator sont donc, au point de vue de l'obturation des conduits nasaux, du « type Crapaud »; constatons parallèlement que leur hyoïde ne porte pas de procès antérieur.

b) Il en est probablement de même de l'*Alytes obstetricans,* dont les sons cristallins, que je n'ai pas encore obtenus expérimentalement, sont suffisamment espacés pour ne pas nécessiter une occlusion solide et durable des conduits nasaux.

c) Je puis ajouter, provisoirement, *Hyla arborea*, dont je parlerai plus tard, aux formes qui n'ont pas d'occlusion choanale, ni de procès hyoïdiens antérieurs.

d) *Ceratophrys*, que j'ai étudié dans un chapitre précédent, fait partie du même groupe (fig. 1).

Il convient de se demander quelle est la signification de cette fermeture choanale, en quoi elle diffère, au point de vue fonctionnel, de l'occlusion des conduits nasaux par l'extérieur.

Comme première orientation, j'ai fait quelques essais de compression des flancs chez une forme, la Grenouille, qui utilise les deux modes de fermeture des conduits nasaux; si l'on opère avec des individus robustes, qui ne sont pas affaiblis par un long séjour en captivité, on peut assister à des manœuvres variées d'occlusion nasale.

Quelquefois, surtout chez des mâles, la compression des flancs détermine une expulsion d'air accompagnée d'un coassement dont l'intensité et la durée sont réglées par la pression : une sorte de coassement qu'on pourrait dénommer involontaire et obligé. Le plus souvent cependant, dans des cas analogues, il y a gonflement, mais sans coassement, de la cavité buccale avec un fort abaissement du plancher. Les narines se ferment fortement; il suffit de les ouvrir, par abaissement forcé des intermaxillaires, pour obtenir une expulsion de l'air buccal par les narines : les choanes n'étaient pas fermées, et cela en raison de l'affaissement considérable du plancher buccal, qui éloignait la langue du palais. Mais, d'autres fois, et c'est un phénomène constant chez certains individus, la compression des flancs détermine une mise immédiate de l'hyoïde dans la position que j'ai figurée antérieurement [1], comportant une fermeture des choanes par le relèvement contre le palais de la partie antérieure de la langue.

Dans ces conditions, un abaissement artificiel de la pointe du museau, qui ouvre les narines, n'amène pas d'échappement d'air. Et, de plus, un accroissement de la pression sur les flancs

[1] Première note, p. 176.

ne fait alors que déterminer un déplacement en avant de l'hyoïde, de la partie postérieure de la langue et une occlusion plus hermétique des choanes par la région antérieure de cet organe mou.

En résumé, ces essais donnent l'impression que la fermeture des choanes fournit une occlusion des conduits nasaux plus vigoureuse et plus durable que la fermeture des narines du côté extérieur.

D'autre part, quand on serre doucement un Pélobate dans la main, on le voit, au cours des contorsions qu'il fait pour s'échapper, arrêter ses mouvements respiratoires et fermer ses choanes, et, pendant que ses flancs se prêtent à toutes les déformations qu'entraînent ses mouvements, garder le contact avec les parois de sa prison, sur lesquelles continue à s'exercer la pression de ses flancs gonflés. L'idée vient invinciblement que le bloquage des choanes, maintenant le gonflement des poumons, serait en rapport avec les mœurs fouisseuses des formes qui se fraient une galerie dans le sol meuble. Mais on se prend à considérer ensuite que des formes qui creusent des terriers ou des galeries, comme le Crapaud commun, le Calamite et l'Alyte, ne possèdent pas le mécanisme de la fermeture des choanes; et alors l'idée s'impose que l'occlusion en question serait l'apanage des espèces qui s'enfoncent dans la vase et qui doivent ménager leurs réserves pulmonaires, impossibles à récupérer sous l'eau.

C'est à cette hypothèse que je m'en tiens provisoirement; les Grenouilles, en effet, s'enfouissent dans la vase pour hiverner; le Pélobate, à en juger par les mœurs de mes exemplaires, me paraît vivre de préférence dans les endroits vaseux et s'y enfoncer [1].

---

[1] Je suis en ceci en désaccord avec M. G.-A. Boulenger, qui a rencontré le Pélobate dans des terrains sablonneux secs et qui fait de ces terrains l'habitat normal de cette forme. Le respect que j'ai pour l'opinion de ce naturaliste éminent m'oblige à signaler immédiatement ce désaccord; mais je ne puis oublier que mes élevages de jeunes Pélobates n'ont réussi qu'en terrarium vaseux et que, depuis

On pourrait ainsi distinguer dans le groupe des Anoures un type éthologique comprenant des formes susceptibles de vivre dans la vase; il serait représenté dans notre faune par le Pélobate, qui peut vivre constamment dans la boue, et par les Grenouilles, qui s'y enfoncent pour hiverner. La caractéristique morphologique en serait la possession de procès hyoïdiens antérieurs.

On peut se demander alors si c'est un type primitif et si les autres formes, comme les Crapauds, les Rainettes, à mœurs beaucoup plus terrestres, en sont dérivées. Cette idée ne serait pas en contradiction avec l'origine aquatique des Anoures. Mais le développement de l'appareil hyobranchial chez *Pelodytes*, que je trouve décrit par Ridewood (1), et dont les procès antérieurs n'atteignent que chez l'adulte un développement comparable à celui du Pélobate, paraît démontrer que ces formations sont des acquisitions secondaires. Le type en question serait donc une spécialisation dont nous ne devons pas tenir compte pour rattacher les Anoures à une souche urodèle.

---

deux ans, mes sujets, grands et petits, vivent plongés dans de la vase molle, où ils sont presque invisibles. Je me demande donc si le Pélobate n'a pas, pour cela, passé inaperçu dans ses repaires ordinaires, les rives boueuses des fossés.

(1) Ridewood, On the structure and development of the hyobranchial skeleton of the Parsley-Frog. *Proceed. Zool. Soc.*, 1897, pp. 577-595.

Marcel Hayez, imprimeur, rue de Louvain, 112, Bruxelles.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

Extrait des *Bulletins de la Classe des Sciences*. Séance du 5 avril 1924, n° 4, pp. 201-218.

Zoologie. — Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens,

(*Cinquième note*).

par Laure WILLEM, docteur en sciences [1].

A. — Évolution des manœuvres respiratoires chez les Amphibiens.

J'ai décrit dans quatre notes précédentes [2] les mouvements respiratoires chez différentes formes adultes d'Amphibiens, Urodèles et Anoures; j'ai étudié spécialement des Tritons, notre Salamandre tachetée, nos Grenouilles, le Crapaud commun et le Calamite, le Pélobate, *Ceratophrys ornata*, et observé plus sommairement *Alytes obstetricans*, Bombinator et notre Rainette. Il me paraît actuellement possible, au moyen de ces observations, de reconstituer tout au moins dans ses grandes lignes l'évolution du mécanisme de la respiration aérienne dans la série des Amphibiens.

C'est chez les Tritons que j'ai rencontré le mode de respiration aérienne le plus archaïque : la respiration buccale est, même chez l'adulte, à la fois aquatique et aérienne, et la manœuvre, commune aux deux cas, se rattache étroitement à celle qui

---

(1) Présenté par MM. Pelseneer et Willem.

(2) Première note, *Bulletins* de la Classe des Sciences, 7 avril 1923. — Deuxième note, *idem.*, 2 juin 1923. — Troisième note, *ibid.*, 4 août 1923. — Quatrième note, *ibid.*, 5 janvier 1924.

s'observe pendant la période de la vie larvaire où existaient des fentes branchiales; d'autre part, la ventilation pulmonaire peut se rattacher à la manœuvre de happement d'air qui a dû exister en premier lieu chez les ancêtres du groupe. C'est donc en partant des Tritons qu'il convient de reconstituer l'évolution de la respiration aérienne chez les Amphibiens.

Chez la larve de Triton [1], les narines restent constamment ouvertes pendant que les balancements du plancher buccal assurent le déplacement de l'eau respiratoire : l'abaissement du plancher buccal détermine une inspiration par les narines; et l'expiration, plus énergique, expulse de l'eau non seulement par les fentes branchiales, mais par les narines et même par la bouche, la mandibule s'abaissant sous l'influence de l'accroissement de la pression buccale.

La restriction et l'occlusion des fentes branchiales qui surviennent plus tard dans l'évolution du Triton déterminent de grands changements dans le courant respiratoire, mais n'entraînent pas de modifications sensibles pour les manœuvres : les mouvements de la respiration aquatique de l'adulte sont de même nature que ceux de la larve [2].

Et lorsque, plus tard, la respiration bucco-pharyngienne deviendra aérienne, les mêmes mouvements seront encore les facteurs de la ventilation buccale; mais le travail de l'inspiration et de l'expiration devenant beaucoup plus faible, le rythme pourra s'accélérer considérablement et l'expiration n'entraînera plus l'abaissement de la mandibule.

Les manœuvres de la ventilation buccale restent essentiellement les mêmes chez tous les Amphibiens. Mais les balance-

---

(1) J. Van de Velde, Observations sur la respiration des larves d'Amphibiens. *Mémoires in-8° de l'Académie royale de Belgique*, 1923.

(2) Cette évolution de la respiration bucco-pharyngienne des Tritons permet de rattacher ici les Dérotrèmes et de prévoir l'importance relativement faible de leurs orifices branchiaux sur l'allure du mécanisme de la respiration buccale aérienne.

ments du plancher buccal présentent des variétés d'allures qui pourraient être rapprochées de variations anatomiques. L'examen d'un Triton (III, fig. 8 p. 56) permet de constater que l'amplitude des oscillations varie avec l'inclinaison de la tête, c'est-à-dire avec l'orientation de l'hyoïde par rapport au sternum. La minceur du plancher buccal entraîne, chez certaines formes comme la Rainette, des oscillations très rapides. La liberté de l'hyoïde, comme chez les Crapauds, permet des mouvements amples et variés. La présence dans le plancher buccal, d'un grand homosternum, comme chez la Grenouille, situe le niveau du plancher buccal à une hauteur qui dépend de l'abaissement du sternum, c'est-à-dire de la réplétion des poumons, et intervient par son élasticité dans le mécanisme de l'inspiration buccale.

D'autre part, il apparaît que les déplacements du larynx et de la paroi postérieure de la cavité pharyngienne varient beaucoup selon les formes. Il y a là matière à étude de détails.

Mais le Triton aquatique, larvaire ou adulte, vient de temps en temps happer de l'air à la surface de l'eau; j'en ai reconstitué la manœuvre dans ma troisième note [1]. Elle peut se raconter comme suit : une expiration expulse de l'eau de la cavité buccale; puis une longue inspiration, par la bouche et les narines, remplit cette cavité buccale d'une quantité notable d'air : c'est la manœuvre qui, dans la description de la ventilation aérienne des Amphibiens se dénommera « aspiration »; puis, au cours de la plongée, une expiration buccale, cette fois narines fermées, foule de l'air dans les poumons (tandis qu'un abaissement passif de la mandibule, encore une fois, permet un échappement d'une partie du contenu buccal) : c'est ce qu'on appellera « inspiration pulmonaire ».

Il s'est ajouté aux mouvements de la respiration antérieure, qui était purement buccale, un allongement de l'inspiration

[1] Page 62.

préalable, une fermeture des narines, un jeu de la glotte coordonné avec les autres éléments de la manœuvre : tous phénomènes concourant à l'utilisation des sacs pulmonaires [1].

Après la première inspiration pulmonaire, le contenu des sacs est à une pression plus grande que la pression atmosphérique, en raison du tonus des muscles abdominaux, et il faut, à l'origine des poches aériennes, un appareil occluseur, le larynx; son ouverture, nécessaire à l'inspiration, est le signal d'une expulsion d'air, et « l'inspiration pulmonaire » est ainsi précédée d'une « expiration pulmonaire ».

Les manœuvres de ce happement d'air par le Triton aquatique deviennent, chez le Triton terrestre, le mécanisme de la ventilation pulmonaire, avec la seule différence fonctionnelle que chez le dernier l'aspiration se fait exclusivement par les narines.

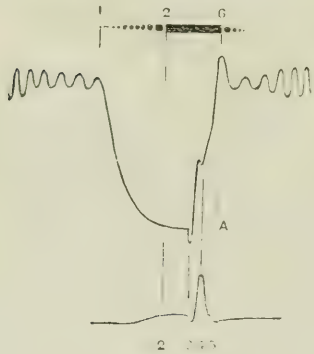


Fig. 1. — *Triton cristatus.* Diagramme des mouvements du plancher buccal (graphique linéaire principal), du jeu des narines (ligne supérieure) et de la pression pulmonaire (ligne inférieure).

1, commencement de l'aspiration et de la fermeture des narines;
2, achèvement de la fermeture des narines;
3, ouverture de la glotte;
4, ouverture de la bouche;
5, fermeture de la glotte;
6, début de l'ouverture des narines.

Cette aspiration a conservé de son origine une amplitude excessive, qui entraîne un échappement ultérieur d'air, par la bouche, à la fin de la phase du foulement vers les poumons (4, du schéma ci-dessus) ; et elle a gardé l'allure d'une

[1] C'est donc dans l'enchaînement de ces phases du remplissage pulmonaire qu'on est amené à rechercher la trace du passage ancien, par les Vertébrés, de la respiration aquatique à la respiration pulmonaire, passage dont les étapes seraient : happement initial d'air pour aérer, dans la bouche, l'eau qui va passer sur les branchies, tentatives ultérieures pour fouler de l'air dans des sacs annexés à la cavité pharyngienne et logés dans la cavité abdominale.

manœuvre démesurée, pénible et longue, peu fréquente d'ailleurs.

De cette ventilation pulmonaire primitive dérive le type de ventilation que j'ai décrit chez la Salamandre ; par l'ouverture plus précoce de la glotte, en raison, sans doute, d'une évolution des réflexes et d'une modification dans le système nerveux : l'expiration pulmonaire survenant dès lors à un moment où les narines ne sont pas encore fermées, il se produit, à cet instant, l'échappement d'air qui conserve l'équilibre dans la série des ventilations pulmonaires. C'est là, à mon sens, au point de vue de la succession de phases de la respiration pulmonaire, la modification la plus importante qui apparaisse dans l'évolution des Amphibiens : c'est la suppression du second échappement d'air pulmonaire qui survenait chez les

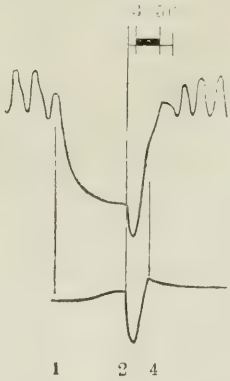


Fig. 2. — Diagramme des mouvements respiratoires de la Salamandre, comportant la fermeture des narines (ligne supérieure), les mouvements du plancher buccal (graphique supérieur) et la pression pulmonaire (tracé inférieur).

1, commencement de l'aspiration ;
2, ouverture de la glotte et commencement de la fermeture des narines ;
3, narines complètement fermées ;
4, fermeture de la glotte ;
5, commencement de l'ouverture des narines ;
6, les narines sont complètement ouvertes.

Tritons, au cours d'une même manœuvre respiratoire, et c'est une transformation importante dans le mode de brassage de l'air qui va de la cavité buccale aux poumons.

Et cette modification, qui supprime l'abaissement passif de la mandibule et permet, dans la suite de l'évolution, l'occlusion constante de la bouche pendant la respiration, se trouve avoir d'autres conséquences d'ordre important : elle permet le remplacement de l'occlusion des narines observée chez les Urodèles par ce que j'ai appelé le mécanisme de Gaupp.

Chez les Anoures, la fermeture des narines ne se fait plus par la contraction lente de petits muscles nasaux, lisses, mais par le soulèvement des intermaxillaires commandé par la contraction des muscles masticateurs [1]. Il en résulte que cette fermeture devient brusque et peut intervenir avec précision dans la régulation des gonflements et dégonflements pulmonaires.

Un certain nombre de dispositifs propres aux Anoures peuvent, si l'on veut, se rattacher à cette possession du mécanisme de Gaupp. Bruner [2] signale que la mobilité de l'intermaxillaire nécessite un perfectionnement de l'occlusion de la bouche, qu'il trouve dans l'apparition d'un sillon marginal de la mâchoire supérieure dans lequel s'engaine la mandibule, et d'un muscle (*m. labialis superior*) qui applique le bord externe de la lèvre supérieure contre cette mandibule.

On pourrait peut-être y rattacher encore la nécessité d'un mode d'occlusion plus énergique des conduits nasaux chez certains Anoures fouisseurs : une compression des flancs et une hausse de la pression buccale tendant à abaisser les intermaxillaires et à ouvrir ainsi les narines, on conçoit l'avantage d'une occlusion nouvelle, du côté choanal, par un dispositif qui ne subit pas dans la même mesure l'influence de la dépression du plancher buccal. C'est le mécanisme que j'ai discuté dans un chapitre précédent, chez le Pélobate et les Grenouilles.

---

(1) Il faut cependant considérer que si le type de la respiration des Anoures peut se déduire rationnellement de celui des Salamandres et des Tritons au point de vue particulier du mécanisme du plancher buccal et de quelques autres détails, il ne peut en dériver de façon directe, précisément à cause des différences de structure de l'appareil nasal.

Il ne me paraît pas, en effet, que la disposition des intermaxillaires mobiles et des cartilages nasaux des Anoures se rattache immédiatement à la structure du museau observée chez les Urodèles, où toutes les pièces osseuses sont soudées. Je ne serais pas étonnée qu'il faille chercher plus bas dans la série phylogénétique l'origine du mécanisme de Gaupp, car on trouve chez des Poissons la mobilité des intermaxillaires et leur action sur la capsule nasale.

(2) H.-L. Bruner, The smooth facial muscles of Anura et Salamandra. *Morphologisches Jahrbuch*, 1902, Bd 29.

La ventilation pulmonaire, que nous avons vue si longue et si pénible encore, dans ses allures démesurées, chez le Triton, s'est perfectionnée dans les phylums des Amphibiens, pour devenir, chez les Anoures, le mécanisme si souple et si coordonné que l'on constate chez les Crapauds, les Grenouilles et les Rainettes.

Mais il faut remarquer que des spécialisations squelettiques ou musculaires ne constituent qu'une partie des perfectionnements apparus dans l'évolution de l'appareil respiratoire des Anoures. Il ne faut pas perdre vue des acquisitions anatomiques difficiles à constater : celles des voies nerveuses qui permettent le perfectionnement des réflexes régulateurs des manœuvres respiratoires et qui font que la coordination et la régulation des mouvements respiratoires chez une Grenouille, une Rainette ou un Crapaud acquièrent une délicatesse incomparablement plus grande que chez les Urodèles.

Mais on doit se contenter de constater ces perfectionnements par la méthode physiologique.

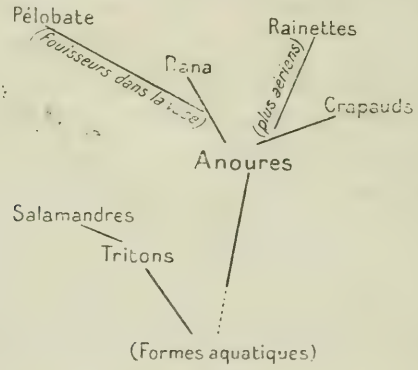
Parmi ces réflexes coordinateurs, le plus important me paraît être celui qui règle en principale analyse le volume du contenu pulmonaire. Déjà chez les Tritons, je constate (III, p. 60) que l'instant de la fermeture de la glotte, lors de la réinspiration, se situe différemment par rapport à celui de l'ouverture passive de la bouche, qui laisse échapper une certaine quantité d'air de l'appareil respiratoire. Et selon que la glotte se ferme plus ou moins tard, la quantité d'air foulée dans les poumons se trouve plus ou moins considérable, et l'inspiration pulmonaire constitue un gain ou un déficit sur l'expiration précédente.

Chez le Triton, il semble qu'une action réflexe intervienne, émanant de la pression et de la distension pulmonaires, et agissant sur les muscles ouvrant la glotte, pour se combiner avec l'abaissement passif de la mâchoire. Chez les autres Amphibiens, tout au moins chez les Anoures, s'observe un autre mécanisme réflexe qui détermine, après l'ouverture de la glotte,

la fermeture plus ou moins précoce des narines et qui règle ainsi la quantité d'air qui s'échappe du système respiratoire au moment de l'expiration pulmonaire.

Mon père a insisté [1] sur cette ventilation secondaire des poumons; nous avons vu qu'elle est très accusée chez les Crapauds (IV, page 40), c'est-à-dire réglée par des réflexes très sensibles.

On pourrait considérer encore l'évolution de la phase aspiratoire, si développée chez les Urodèles, et qui a à peu près disparu chez les Grenouilles; comparer l'extension, chez les différentes formes, des balancements horizontaux du larynx, si accentués chez les Pélobates, par exemple. Mais en fin de compte, comme conclusion un peu simpliste, on peut résumer l'évolution des modes de respiration pulmonaire par le schéma suivant :



B. — Hypothèses sur les modes anciens de respiration pulmonaire chez les Vertébrés.

Après avoir reconstitué l'évolution des modes de respiration pulmonaire dans le phylum des Amphibiens, je vais essayer d'en établir l'origine, en les rattachant aux mécanismes observés chez les autres groupes de Vertébrés.

---

[1] V. Willem, Les mouvements respiratoires de la Grenouille. *Archives néerlandaises de Physiologie de l'Homme et des Animaux*, 1919, t. III. — Observations sur la respiration des Amphibiens. *Bulletins de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences), 1920.

La ventilation pulmonaire des Amphibiens, telle que nous l'avons vue se modifier à partir des Tritons, se caractérise par un mécanisme très particulier : l'air est foulé dans les poumons par l'action de la cavité bucco-pharyngienne, qui fonctionne à la manière d'une pompe aspirante et foulante; la pression pulmonaire est toujours supérieure à la pression ambiante; il y a intervention d'occlusions coordonnées des conduits nasaux et de la glotte. C'est là un mode de ventilation pulmonaire tout différent de celui des autres Vertébrés aériens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères, où l'inspiration est due à un élargissement actif de la cavité thoracique : celle-ci, primitivement (Reptiles), résulte de l'écartement des côtes. La pression pulmonaire est ici, dans la phase d'inspiration, inférieure à la pression atmosphérique; les voies prépulmonaires restent à peu près constamment ouvertes.

Cela fait donc deux types de ventilation pulmonaire, différant principalement par le mécanisme de l'inspiration : pour simplifier le langage, je les appellerai respectivement type amphibien et type reptilien.

Comment se relient-ils phylogénétiquement? Amphibiens et Reptiles dérivent, les uns par les Branchiosauridae, les autres par les Cotylosauriens, des Stégocéphales primitifs du Carbonifère. On peut donc affirmer, même en l'absence de tout document physiologique, que les deux modes de ventilation définis ci-dessus étaient représentés dans le grand groupe des Stégocéphales. Et en fait, on peut trouver une confirmation de cette idée dans la comparaison des côtes chez ces formes fossiles : la plupart des Stégocéphales possédaient de grandes côtes thoraciques arquées, qu'on peut raisonnablement faire intervenir dans une respiration pulmonaire du type reptilien; les Branchiosauridae, par contre, souche des Urodèles, avaient des côtes plus courtes, mobiles, semble-t-il, dans un plan horizontal, comme chez les Salamandrines, et incapables de déterminer une dilatation latérale du tronc.

L'origine commune du mode amphibien et du mode reptilien de ventilation pulmonaire doit donc être recherchée, soit tout à la base des Stégocéphales, soit plus tôt encore, chez les Ganoïdes Crossoptérygiens anciens.

Le mécanisme de la ventilation pulmonaire chez les Dipnés : Protopterus. — Il en est des Dipnés comme des Amphibiens inférieurs : de nombreux naturalistes ont observé les modes respiratoires de ces poissons; mais ils n'en ont pas analysé le mécanisme avec assez de précision pour que je puisse comparer leurs données avec les miennes.

On sait par les observations de Semon (1898) et de Dean Bashford (1906) sur *Ceratodus*, de Welter (1896) sur *Protopterus*, de Goldi (1898) et de Bridge (1904) sur *Lepidosiren*, que ces Dipnés actuels viennent à la surface de l'eau, à intervalles qui varient avec le degré d'oxygénation du milieu ambiant, aspirer de l'air dans la cavité buccale et renouveler le contenu pulmonaire; à l'occasion de cette manœuvre, et généralement au moment où le poisson replonge, des bulles d'air peuvent s'échapper par les orifices branchiaux externes. Le mécanisme de cette ventilation pulmonaire est souvent comparé, sans autre analyse, à celui des Urodèles, et l'on serait fort tenté de l'identifier avec celui que j'ai décrit, si nous ne possédions, sur la respiration aérienne du Protoptère enkysté, les graphiques et les observations de R. Dubois [1].

La lecture du mémoire du physiologiste lyonnais est décevante, en raison surtout de l'inexactitude des faits anatomiques sur lesquels il s'appuie. Mais il résulte, et de l'étude attentive de la relation, d'ailleurs imprécise, d'observations qui remontent à 1892, et de l'analyse des graphiques publiés, et de renseignements qu'a bien voulu me donner récemment M. R. Dubois, un

[1] Raphaël Dubois, Contribution à l'étude du mécanisme respiratoire des Dipnoïques. *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, 1892.

fait inattendu, dont les naturalistes n'ont pas tenu compte [1].

Chez le Protoptère, en sommeil hivernal, extrait de son cocon, R. Dubois voit par la bouche entr'ouverte, vers la fin de l'abaissement du plancher buccal qui marque l'aspiration buccale, la glotte s'ouvrir et de l'air pénétrer dans le poumon en même temps que la cavité abdominale s'agrandit. « L'inspiration, dit l'auteur, n'a donc pas lieu par déglutition; d'ailleurs il est facile d'observer que non seulement elle coïncide avec l'abaissement du plancher buccal, mais encore qu'au moment où elle se produit *la bouche est entr'ouverte.* » Et l'observation

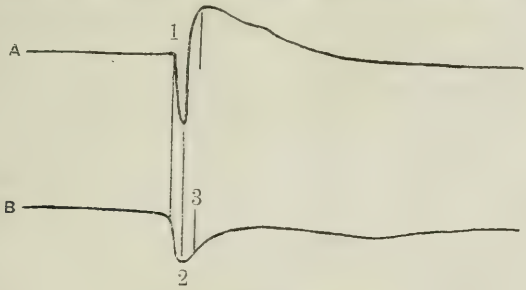


Fig. 3. — *Protopterus annectens.*
A. Tracé de la pression intrabuccale; *B.* tracé des mouvements d'un point de la région antérieure de la paroi abdominale.
(D'après la figure 2, page 68, du mémoire de R. Dubois.)

directe est confirmée par les graphiques des gravures 1 et 2 (pp. 67-68). Le second de ces graphiques, par exemple, que je reproduis ci-contre, témoigne qu'au moment de l'inspiration pulmonaire, indiquée par l'abaissement de la partie antérieure de la paroi abdominale (ligne *B*), la pression aérienne de la cavité buccale (ligne *A*) subit une diminution marquée : il y a

[1] Babak, par exemple, qui utilise le mémoire dans le *Handbuch der vergleichende Physiologie (Winterstein)*, ne l'a pas du tout compris; d'ailleurs, traduisant par « Schnauze » le terme « muselière » qui désignait la coiffe buccale qu'employaient les physiologistes de l'école française pour mesurer les variations de la pression buccale et transformant ainsi un graphique de pression en un tracé de déplacement (« Exkurtion der Schnauze »), il méconnait la signification des expériences de R. Dubois.

donc aspiration d'air à la fois dans la cavité buccale et dans les poumons.

Faute de pouvoir recommencer des observations sur un sujet vivant, j'ai cherché, par la dissection d'un Protoptère assez défectueux de nos collections, à me rendre compte de la possibilité anatomique d'une inspiration pulmonaire active.

Pour R. Dubois, « la pénétration de l'air dans la trachée et le poumon se fait par la contraction des deux muscles dilatateurs de la trachée et surtout par l'abaissement de l'appareil hyoïdien, qui se comporte dans ce cas comme la valve mobile d'un soufflet de forge et provoque l'appel de l'air » (p. 67). Je suis bien obligée de relever que cette explication étrange est en contradiction avec les faits anatomiques. Par contre, je me suis convaincue que les mouvements verticaux de la paroi abdominale, inscrits par R. Dubois, sont le résultat du jeu des grandes côtes céphaliques, productions particulières aux Dipnés, dont le rôle n'est pas établi.

W.-N. Parker [1] suggère que la côte crâniale et ses muscles interviennent probablement dans le mécanisme de la respiration; « the muscles serving to move the rib so as to alternately compress and expand the pharynx, and thus force air in and out the glottis... Hyrtl suppose that these muscles have to do with deglutition » (p. 165-6). D'autre part, je lis dans Bütschli [2] que la côte céphalique sert à la fixation de la ceinture scapulaire.

La côte céphalique, articulée avec la face postérieure verticale du crâne, est mobile dans un plan vertical parallèle au plan sagittal du corps; cette orientation de la seule rotation possible me paraît exclure la fonction suggérée par Parker.

---

(1) W.-N. Parker, On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens. *Transactions of the royal Irish Academy*, XXX.

(2) Bütschli, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, p. 258.

Cette côte fait partie du septum interposé entre deux myotomes ventraux. La masse du myotome postérieur (*Ma*, fig. 4) comporte tout d'abord, superficiellement, une couche de fibres musculaires d'allure longitudinale, dont les plus profondes, du côté ventral, se recourbent en U autour de l'extrémité distale de la côte C (elles sont supprimées sur le dessin). Puis, plus profondément, s'attachant sur l'enveloppe fibreuse de la côte, se rencontre un système rayonnant de fibres plutôt verticales, qui s'insèrent sur le myosepte suivant et sur le toit horizontal du myotome. Derrière celles de ces fibres que j'ai représentées sur la figure, s'en trouve une masse plus considérable, appartenant peut-être [1] au myotome précédent, qui se distribue à la colonne vertébrale, au septum horizontal, au tractus fibreux qui unit au crâne l'extrémité de la ceinture scapulaire.

Fonctionnellement, ce volumineux ensemble de fibres verticales se décompose en deux portions : l'une s'attache à des organes squelettiques fixes et sa contraction relève la côte cranienne; l'autre relie la côte céphalique, directement ou indirectement, à la paroi abdominale qui est en contact avec la région antérieure et antérolatérale de la corne du poumon. Directement, en s'insérant sur la région de la paroi abdominale contre laquelle s'applique la portion antérieure du sommet de la corne pulmonaire; indirectement, en s'insérant sur le septum antérieur du myotome suivant, dont les fibres musculaires supérieures sont en rapport à leur tour, soit direct, soit par l'intermédiaire des fibres analogues du myotome suivant (fig. 4), avec la région antéro-latérale de la corne.

La contraction de ce système de fibres musculaires tire vers la côte céphalique toute la portion de la paroi abdominale qui est en contact avec la face antérieure de la corne pulmonaire [2].

---

(1) L'état de conservation de ma pièce ne m'a pas permis de reconnaître de façon précise l'existence probable d'une cloison conjonctive.

(2) Et, comme le montre la figure 4, la première côte troncale.

LÉGENDE DES FIGURES 4. 5, 6

C, côte céphalique;

Ct, première côte thoracique;

CP, corne antérieure du poumon;

H, hyoïde;

I, muscle inspirateur ventral;

M, fibres musculaires horizontales superficielles du myotome suivant la côte céphalique;

m, muscle superficiel longitudinal;

mo, fibres musculaires obliques, allant de la côte céphalique à la région antérieure du poumon;

o, apophyse supra-orbitaire;

P, corne gauche du poumon;

pc, caisse péricardique;

S, extrémité supérieure de la ceinture scapulaire;

s, septums entre myotomes;

s_1, s_2, septum antérieur et septum postérieur du myotome venant après la côte céphalique.

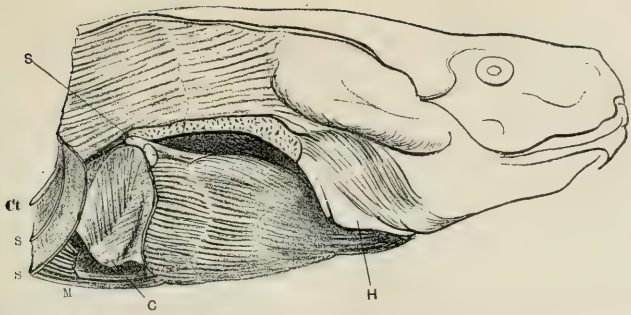


Fig. 4. — Protoptère, de profil, après enlèvement de la couche musculaire superficielle.

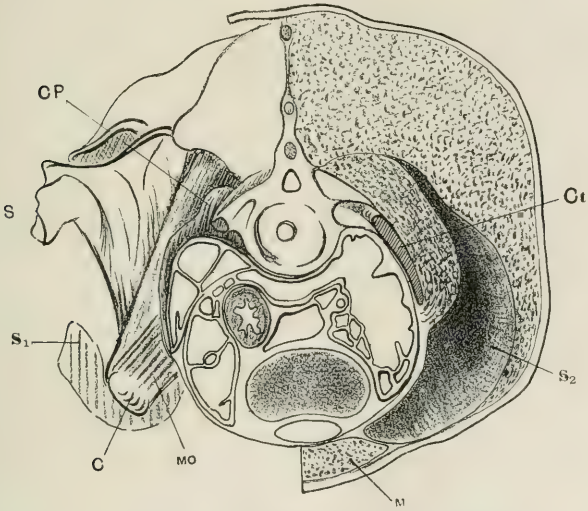


Fig. 5. — Protoptère; coupe transversale, au niveau de la première côte thoracique (le plan de la coupe est, à gauche, un peu plus antérieur qu'à droite).

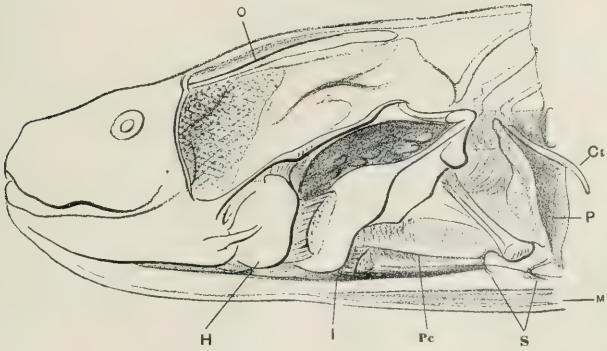


Fig. 6. — Protoptère de profil.

Au point de vue du mécanisme respiratoire, ces fibres dilatatrices du poumon travaillent de pair avec l'ensemble des fibres longitudinales appartenant aux myotomes antérieurs, dont la contraction tire la côte céphalique vers l'avant. Ensemble elles constituent un système *inspirateur*, tandis que les fibres signalées ci-dessus, qui relèvent la côte céphalique, sont *expiratrices*.

Mais la rotation des côtes céphaliques joue un rôle probablement plus important par le fait de l'abaissement et du relèvement de leurs extrémités distales : ces changements de niveau déterminent des augmentations et des diminutions du diamètre vertical de la partie antérieure de la cavité abdominale. Ce sont ces résultats que, à mon sens, R. Dubois a enregistrés dans ses expériences. Et il me paraît ainsi que la fonction principale de ces grands leviers rigides consiste précisément à transformer une contraction musculaire agissant dans le sens longitudinal, en un déplacement vertical avantageux.

Je n'ai parlé jusqu'ici, en utilisant les graphiques de R. Dubois, que de la phase inspiratoire (1-2, fig. 3). Dès l'instant 2 commence une manœuvre inverse, comportant le relèvement de la paroi abdominale et celui du plancher buccal, qui lui est identique, comme le montre la figure 1 (p. 67) du mémoire du savant lyonnais. Elle concorde tout d'abord, avec une augmentation de pression dans la cavité buccale; mais dès 3, cette concordance des tracés A et B cesse : fait qui me paraît démontrer que l'air abdominal n'est plus en communication avec le manomètre, c'est-à-dire que la glotte est fermée. Et conséquemment, le relèvement de la paroi abdominale traduit par la portion suivante du tracé B révèle un refoulement de l'air pulmonaire de la grande cavité antérieure vers les régions plus postérieures.

Et ceci entraîne une autre conclusion, qui se rapporte à la phase inspiratoire. D'après l'observation directe de R. Dubois, la glotte ne s'ouvre qu'à la fin de l'aspiration buccale; or, d'après la figure 2 de son mémoire, la paroi ventrale du tronc

s'est abaissée tout en même temps que le plancher buccal, c'est-à-dire avant cette ouverture de la glotte; il y a là la trace d'une manœuvre inverse de la précédente, d'un nouveau brassage pulmonaire, qui aspire de l'air vers la chambre antérieure.

Il me reste à mentionner que les côtes troncales du Protoptère sont mobiles, par rapport aux vertèbres, dans une direction qui comporte une composante verticale et une composante horizontale, à peu près de même valeur. Comme elles sont placées obliquement par rapport à l'axe du rachis, leurs déplacements collectifs entraînent des variations dans le diamètre vertical de la cavité abdominale et dans la dimension transversale de sa région dorsale, pulmonaire. Ces mouvements, vraisemblablement synchrones avec ceux de la grande côte cervicale, sont donc susceptibles d'intervenir dans la ventilation pulmonaire.

Je ne développerai pas davantage les conclusions que je crois pouvoir tirer des faits que j'ai rassemblés à propos du Protoptère; il me suffira, pour le moment, d'avoir fait ressortir le rôle important que jouent, dans la ventilation pulmonaire, les côtes céphaliques

Chez l'autre forme actuelle de Dipné, *Ceratodus,* les côtes céphaliques sont beaucoup moins développées que chez le Protoptère, et fort semblables aux côtes troncales; et il ressort de l'observation de ces deux Dipnés que *Ceratodus* a une respiration moins aérienne que *Protopterus.* D'autre part, chez *Ceratodus*, toutes les vertèbres troncales portent des côtes; tandis que chez le Protoptère, la série des côtes présente une lacune, à la suite de la disparition de l'appendice, qui viendrait après la grande côte céphalique : comme si l'amplification du jeu de ce grand levier avait marché de pair avec la suppression de cet obstacle rigide.

Protopterus est donc, eu égard aux manœuvres respiratoires, plus spécialisé que *Ceratodus;* et, pour autant qu'on puisse

raisonner par analogie de *Protopterus* à *Ceratodus*, la ventilation pulmonaire des Dipnés primitifs comportait une intervention des côtes modifiant la capacité des poumons.

Il est possible, et même probable, qu'il en soit de même chez *Amia*, qui vient à la surface prendre de l'air dont il remplit son grand sac aérien respiratoire (Mark, 1890). Je n'ai disposé que d'un échantillon ancien, macéré dans l'alcool et vidé de tous ses organes abdominaux; mais j'ai pu remarquer que les côtes, de longueur suffisante pour que leur ensemble surplombe tout le toit de la moitié antérieure de la cavité abdominale, sont mobiles, surtout dans le sens horizontal, moins selon une composante verticale. Leur jeu est donc susceptible de modifier notablement la capacité de l'abdomen, surtout dans le sens transversal et, encore ici, d'intervenir dans la ventilation pulmonaire.

*
* *

Je me trouve donc, en raison des documents dont j'ai disposé, en présence de phylums d'importances diverses : *Amia*, Dipnés, Branchiosauriens-Urodèles, Cotylosauriens-Reptiles qui convergent vers les Crossoptérygiens anciens. Et les uns ont une ventilation pulmonaire qui fait déjà intervenir, dans une certaine mesure, le jeu des côtes; les représentants de l'autre respirent selon le « type amphibien ».

A ce degré d'information, on se trouve en face de trois hypothèses directrices. La première s'inspire du développement ontogénique des Urodèles et rattache directement le mode respiratoire des Amphibiens aux mouvements de la respiration purement branchiale des Poissons sans sac aérien; le mode reptilien serait d'apparition plus récente. Cette manière de concevoir l'origine de la respiration aérienne chez les Ganoïdes s'étaie du parallélisme qu'elle présenterait avec des évolutions analogues, mais partielles, qui se rencontrent parmi les Téléostéens : le happement d'air qu'on observe chez des poissons

d'eau douce qui aèrent dans leur bouche l'eau qui va passer sur leurs branchies; l'aspiration d'air dans des expansions, à parois rigides, de la chambre branchiale (labyrinthe des Labyrinthidés); l'introduction d'air dans des poches plus ou moins développées, annexées au toit des cavités branchiales, par des formes vivant aux tropiques, dans des eaux douces vaseuses : les Ophiocéphalidae, quelques Characinidae, *Heterotis* parmi les Ostéoglossidae; *Amphipnous* parmi les Symbrachidae, le Siluroïde *Saccobranchus*.

Autrement, on pourrait admettre que l'introduction d'air buccal dans les sacs abdominaux dérivés du tube digestif a, dès l'origine, été favorisée par une intervention aspiratrice des côtes. De ce mode mixte seraient alors dérivés, selon une sorte de disjonction : le mode amphibien, à la suite de la régression des côtes, et, d'autre part, par un accroissement du jeu des côtes qui a rendu inutile le foulement buccal, le mode reptilien.

Ou encore, rien n'empêche de supposer que si ce mode mixte a existé chez les ancêtres de nos phylums, il ait été précédé cependant d'un mode reposant exclusivement sur une aspiration et un foulement buccaux, semblable à celui des Amphibiens : la reconstitution de l'évolution deviendrait alors un problème inextricable.

Toutes ces hypothèses peuvent se défendre par des raisonnements purement dialectiques; j'attendrai, pour les discuter objectivement, d'avoir réuni des matériaux dont je ne dispose pas en ce moment.

ACADEMIE ROYALE DE BELGIQUE

EXTRAIT DES BULLETINS

DE LA

CLASSE DES SCIENCES

Séance du 7 avril et du 2 juin 1923, pp. 158-180 et 228-246.

Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens

PAR

LAURE WILLEM
Candidat en médecine

59.76 : 11,2

Première note. — La fermeture des choanes, chez la Grenouille, par les procès antérieurs de l'hyoïde

Deuxième note. — La respiration aérienne du Pélobate

BRUXELLES

M. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1923

PUBLICATIONS ACADÉMIQUES DEPUIS LA RÉORGANISATION, EN 1816

Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.
Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers, t. I-LXII (1817-1904); in-4°.
Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.
Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1914.
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à V (3e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à VII (5e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à IX (2e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Cl. des lettres, t. I à XVIII (2e fasc.).
Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I.
Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. II (1er fasc.).
Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
Annuaire, 1re à 89e année, 1835-1923; in-18. — **Table des Notices biographiques**, 1919.
Règlements et Documents concernant les trois Classes (éd. de 1896 et de 1905); in-18.
Statuts et Règlements, in-18, 1921.
Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
Bulletins, 1re sér., t. I-XXIII, avec **annexes**; — 2e sér., t. I-L; — 3e sér., t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr. in-8°, 1911-1922, t. I-VIII, avec **annexes**. — Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr. in-8°. 1911-1922, t. I-VIII, avec **annexes**. — Classe des beaux-arts, t. I-IV (1919-1922. — **Tables générales**, 1832-1914, 9 vol. in-8°.
Bibliographie académique, 1re édit. (1854); — 2e édit. (1874); — 3e édit. (1886) — 4e édit (1896); — 5e édit. (1907-1909); in-18.
Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1re partie : Sociétés savantes et périodiques; 2e partie : sciences, lettres, arts (1881-1890); 4 vol. in-8°.
Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°.
Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.
Centième anniversaire de fondation (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.
L'Académie royale de Belgique depuis sa fondation (1772-1922); 1 vol. in-8°.

Monuments de la littérature flamande (in-8°).

Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. Ier, publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — **Nederlandsche gedichten**, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — **Parthonopeus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Speghel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans, 1872; 1 vol.

Œuvres des grands écrivains du pays (in-8°).

Œuvres de Chastelain, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove, 1863-1865, 8 vol. in-8°. — **Le premier livre des Chroniques de Froissart**, par le même. 1863, 2 vol — **Chroniques de Jehan le Bel**, par L. Polain. 1863, 2 vol. — **Li Roumans de Cléomadès**, par André Van Hasselt. 1866, 2 vol. — **Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé**, par Auguste Scheler 1866, 3 vol. — **Li ars d'amour**, etc., par J Petit. 1866-1872, 2 vol. — **Œuvres de Froissart** : *Chroniques*, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1867-1877, 26 vol. — *Poésies*, par Aug. Scheler. 1870-1872, 3 vol. — *Glossaire*, par le même. 1874, 1 vol. — **Lettres de Commines**, par Kervyn de Lettenhove. 1867, 3 vol. — **Dits de Watriquet de Couvin**, par A. Scheler. 1868, 1 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même 1874, 1 vol. — **Bueves de Commarchis**, par Adenès li Rois, par le même. 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bertes aux grans piés**, par le même. 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XIIe au XIVe siècle**, par le même. 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même. 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIVe siècle)**, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1877, 1 vol. — **Œuvres de Ghillebert de Lannoy**, par Ch. Potvin. 1878, 1 vol. — **Poésies de Gilles li Muisis**, par Kervyn de Lettenhove. 1882, 2 vol. — **Œuvres de Jean Lemaire de Belges**, par J. Stecher. 1882-1891, 4 vol avec notice. — **Li Regret Guillaume**, par A. Scheler. 1882, 1 volume.

Biographie nationale.

Biographie nationale, t. I à XXII. Bruxelles, 1866-1920.

Commission royale d'histoire.

Collection de Chroniques belges inédites, publiées par ordre du Gouvernement, 130 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
Comptes rendus des séances, 1re sér., avec table (1837-1849), 17 vol. in-8°; — 2me sér. avec table (1850-1859), 13. vol in-8°; — 3me sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8° — 4me sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5me sér, t. I-XI; à partir de 1902, t. LXXI-LXXXV;
Annexes aux *Bulletins*. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

EXTRAIT DES BULLETINS

DE LA

CLASSE DES SCIENCES

Séance du 4 août 1923

Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens

PAR

LAURE WILLEM
Candidat en médecine

Troisième note. — Les mouvements respiratoires chez les Salamandres et les Tritons

BRUXELLES

M. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1923

PUBLICATIONS ACADÉMIQUES DEPUIS LA RÉORGANISATION, EN 1816

Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.
Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers. t. I-LXII (1817-1904); in-4°.
Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.
Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1914
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à V (3e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à VII (5e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à IX (2e fasc.).
Mémoires n. sér.) in-8° de la Cl. des lettres, t. I à XVIII (2e fasc.).
Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I.
Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. II (1er fasc.).
Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
Annuaire, 1re à 89e année, 1835-1923; in-18. — **Table des Notices biographiques**, 1919.
Règlements et Documents concernant les trois Classes (éd. de 1896 et de 1905); in-18.
Statuts et Règlements, in-18, 1921.
Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
Bulletins, 1re sér., t. I-XXIII, avec **annexes**; — 2e sér., t. I-L; — 3e sér., t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr. in-8°, 1911-1922, t. I-VIII, avec **annexes**. — Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr. in-8°. 1911-1922, t. I-VIII, avec **annexes**. — Classe des beaux-arts, t. I-IV (1919-1922. — **Tables générales**, 1832-1914, 9 vol. in-8°.
Bibliographie académique, 1re édit. (1854); — 2e édit. (1874); — 3e édit. (1886) — 4e édit (1896); — 5e édit. (1907-1909); in-18.
Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1re partie : Sociétés savantes et périodiques; 2e partie : sciences, lettres, arts (1884-1890); 4 vol. in-8°.
Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°.
Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.
Centième anniversaire de fondation (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.
L'Académie royale de Belgique depuis sa fondation (1772-1922); 1 vol. in-8°.

Monuments de la littérature flamande (in-8°).

Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. Ier, publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — **Nederlandsche gedichten**, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — **Parthonopeus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Speghel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans, 1872; 1 vol

Œuvres des grands écrivains du pays (in-8°).

Œuvres de Chastelain, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove, 1863-1865, 8 vol. in-8°. — **Le premier livre des Chroniques de Froissart**, par le même. 1863, 2 vol — **Chroniques de Jehan le Bel**, par L. Polain. 1863, 2 vol. — **Li Roumans de Cléomadès**, par André Van Hasselt. 1866, 2 vol. — **Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé**, par Auguste Scheler 1866, 3 vol. — **Li ars d'amour**, etc., par J Petit. 1866-1872, 2 vol. — **Œuvres de Froissart** : *Chroniques*, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1867-1877, 26 vol. *Poésies*, par Aug. Scheler. 1870-1872, 3 vol. — *Glossaire*, par le même. 1874, 1 vol. — **Lettres de Commines**, par Kervyn de Lettenhove. 1867, 3 vol — **Dits de Watriquet de Couvin**, par A. Scheler. 1868, 1 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même 1874. 1 vol. — **Bueves de Commarchis**, par Adenès li Rois, par le même. 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bertes aux grans piés**, par le même. 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XIIe au XIVe siècle**, par le même. 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même. 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIVe siècle)**, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1877, 1 vol. — **Œuvres de Ghillebert de Lannoy**, par Ch Potvin. 1878, 1 vol. — **Poésies de Gilles li Muisis**, par Kervyn de Lettenhove 1882, 2 vol — **Œuvres de Jean Lemaire de Belges**, par J. Stecher. 1882-1891, 4 vol avec notice. — **Li Regret Guillaume**, par A. Scheler. 1882, 1 volume.

Biographie nationale

Biographie nationale, t. I à XXII Bruxelles, 1866-1920.

Commission royale d'histoire.

Collection de Chroniques belges inédites, publiées par ordre du Gouvernement, 130 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
Comptes rendus des séances, 1re sér., avec table (1837 1849), 17 vol. in-8°; — 2me sér avec table (1850-1859), 13. vol in-8°; — 3me sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8° — 4me sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5me sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. LXXI-LXXXV;
Annexes aux *Bulletins*. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

EXTRAIT DES BULLETINS

DE LA

CLASSE DES SCIENCES

Séance du 5 janvier 1924, pp. 31-47

Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens

(quatrième note)

par

LAURE WILLEM, docteur en sciences

BRUXELLES

MARCEL HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1924

PUBLICATIONS ACADÉMIQUES DEPUIS LA RÉORGANISATION, EN 1816

Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.
Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers. t. I-LXII (1817-1904); in-4°.
Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.
Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1914
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à V (6e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à VII (10e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à IX (2e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Cl. des lettres, t. I à XVIII (6e fasc.).
Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I.
Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. II (1er fasc.).
Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
Annuaire, 1re à 89e année, 1835 1924; in-18. — **Table des Notices biographiques**, 1919.
Règlements et Documents concernant les trois Classes (éd. de 1896 et de 1905); in-18
Statuts et Règlements, in-18, 1921.
Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
Bulletins, 1re sér., t. I-XXIII, avec **annexes**; — 2e sér., t. I-L; — 3e sér., t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr in-8°, 1911-1924, t. I-IX, avec **annexes**. — Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr. in-8°. 1911-1924, t. I-IX, avec **annexes**. — Classe des beaux-arts, t. I-V, 1919-1924. — **Tables générales**, 1832-1914, 9 vol. in-8°.
Bibliographie académique, 1re édit. (1854); — 2e édit. (1874); — 3e édit. (1886) — 4e édit. (1896); — 5e édit. (1907-1909); in-18.
Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1re partie : Sociétés savantes et périodiques; 2e partie : sciences, lettres, arts (1881-1890); 4 vol. in-8°.
Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°.
Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.
Centième anniversaire de fondation (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.
L'Académie royale de Belgique depuis sa fondation (1772-1922); 1 vol. in-8°.

Monuments de la littérature flamande (in-8°).

Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. Ier, publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — **Nederlandsche gedichten**, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — **Parthonopeus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Speghel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans, 1872; 1 vol.

Œuvres des grands écrivains du pays (in-8°).

Œuvres de Chastelain, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove, 1863-1865, 8 vol. in-8°. — **Le premier livre des Chroniques de Froissart**, par le même. 1863, 2 vol. — **Chroniques de Jehan le Bel**, par L. Polain. 1863, 2 vol. — **Li Roumans de Cléomadès**, par André Van Hasselt. 1866, 2 vol. — **Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé**, par Auguste Scheler 1866, 3 vol. — **Li ars d'amour**, etc., par J Petit. 1866-1872 2 vol. — **Œuvres de Froissart** : *Chroniques*, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1867-1877, 26 vol. — *Poésies*, par Aug. Scheler. 1870-1872, 3 vol. — *Glossaire*, par le même. 1874, 1 vol. — **Lettres de Commines**, par Kervyn de Lettenhove. 1867, 3 vol. — **Dits de Watriquet de Couvin**, par A. Scheler. 1868, 1 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même 1874. 1 vol. — **Bueves de Commarchis**, par Adenès li Rois, par le même. 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bertes aux grans piés**, par le même. 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XIIe au XIVe siècle**, par le même. 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même. 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIVe siècle)**, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1877, 1 vol. — **Œuvres de Ghillebert de Lannoy**, par Ch. Potvin. 1878, 1 vol. — **Poésies de Gilles li Muisis**, par Kervyn de Lettenhove. 1882, 2 vol. — **Œuvres de Jean Lemaire de Belges**, par J. Stecher. 1882-1891. 4 vol avec notice. — **Li Regret Guillaume**, par A. Scheler. 1882, 1 volume.

Biographie nationale.

Biographie nationale, t. I à XXII; XXIII, fasc. 1. Bruxelles, 1866-1922

Commission royale d'histoire.

Collection de Chroniques belges inédites, publiées par ordre du Gouvernement, 130 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
Bulletins, 1re sér., avec table (1837-1849), 17 vol. in-8°; — 2me sér. avec table (1850-1859), 13 vol. in-8°; — 3me sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8° — 4me sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5me sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. LXXI-LXXXV;
Annexes aux *Bulletins*. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

EXTRAIT DES BULLETINS

DE LA

CLASSE DES SCIENCES

Séance du 5 avril 1924, pp. 201-218

Recherches sur la respiration aérienne des Amphibiens

(cinquième note)

PAR

LAURE WILLEM, docteur en sciences

BRUXELLES

MARCEL HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1924

Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.
Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers, t. I-LXII (1817-1904); in-4°.
Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.
Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1914.
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à V (10e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à VII (12e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à IX (3e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Cl. des lettres, t. I à XVIII (8e fasc.).
Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I.
Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. II (1er fasc.).
Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
Annuaire, 1re à 89e année, 1835-1924; in-18. — **Table des Notices biographiques**, 1919.
Règlements et Documents concernant les trois Classes (éd. de 1896 et de 1905); in-18
Statuts et Règlements, in-18, 1921.
Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
Bulletins, 1re sér., t. I-XXIII, avec **annexes**; — 2e sér., t. I-L; — 3e sér., t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr in-8°, 1911-1924, t. I-IX, avec **annexes**. — Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, 4e sér., 1899-1910; 5e sér., gr. in-8°. 1911-1924, t I-IX, avec **annexes**. — Classe des beaux-arts, t. I-V, 1919-1924. — **Tables générales**. 1832-1914, 9 vol. in-8°.
Bibliographie académique, 1re édit. (1854); — 2e édit (1874); — 3e édit. (1886) — 4e édit (1896); — 5e édit. (1907-1909); in-18.
Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1re partie : Sociétés savantes et périodiques; 2e partie : sciences, lettres, arts (1881-1890); 4 vol. in-8°.
Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°
Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.
Centième anniversaire de fondation (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.
L'Académie royale de Belgique depuis sa fondation (1772-1922); 1 vol. in-8°

Monuments de la littérature flamande (in-8°).

Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. Ier, publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — **Nederlandsche gedichten**, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — **Parthonopeus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Speghel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans, 1872; 1 vol.

Œuvres des grands écrivains du pays (in-8°).

Œuvres de Chastelain, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove, 1863-1865, 8 vol. in-8°. — **Le premier livre des Chroniques de Froissart**, par le même. 1863, 2 vol. — **Chroniques de Jehan le Bel**, par L. Polain. 1863, 2 vol. — **Li Roumans de Cléomadès**, par André Van Hasselt. 1866, 2 vol. — **Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé**, par Auguste Scheler 1866, 3 vol. — **Li ars d'amour**, etc., par J Petit. 1866-1872 2 vol. — **Œuvres de Froissart** : *Chroniques*, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1867-1877, 26 vol. — *Poésies*, par Aug. Scheler. 1870-1872, 3 vol. — *Glossaire*, par le même. 1874, 1 vol. — **Lettres de Commines**, par Kervyn de Lettenhove. 1867, 3 vol — **Dits de Watriquet de Couvin**. par A. Scheler. 1868, 1 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même 1874, 1 vol. — **Bueves de Commarchis**, par Adenès li Rois, par le même. 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bertes aux grans piés**, par le même. 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XIIe au XIVe siècle**, par le même. 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même. 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIVe siècle)**, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1877, 1 vol. — **Œuvres de Ghillebert de Lannoy**, par Ch. Potvin. 1878, 1 vol. — **Poésies de Gilles li Muisis**, par Kervyn de Lettenhove. 1882, 2 vol — **Œuvres de Jean Lemaire de Belges**, par J. Stecher. 1882-1891, 4 vol avec notice. — **Li Regret Guillaume**, par A. Scheler. 1882, 1 volume.

Biographie nationale.

Biographie nationale, t. I à XXII; XXIII, fasc. 1. Bruxelles, 1866-1922.

Commission royale d'histoire.

Collection de Chroniques belges inédites, publiées par ordre du Gouvernement, 130 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
Bulletins, 1re sér., avec table (1837 1849), 17 vol. in-8°; — 2me sér. avec table (1850-1889), 13 vol. in-8°; — 3me sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8° — 4me sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5me sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. LXXI-LXXXV;
Annexes aux *Bulletins*. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.

Étienne
747

cloth

AMNH LIBRARY
100122643